

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Jakub Menšík

Kvartérní měkkýši Blanského lesa

Quaternary molluscs of Blanský les

Diplomová práce

Vedoucí práce / Školitel: doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Praha, 2018

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval mé školitelce doc. RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. za nesmírnou a neocenitelnou pomoc, kterou mi při vypracování poskytla. Taktéž jí a RNDr. Vojenu Ložkovi děkuji za cenné rady a připomínky, bez nichž by tato práce jen stěží vznikla.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 26. 04. 2018

Podpis

Abstrakt

Bohatá měkkýší společenstva zachovaná ve fosiliferním sedimentu Blanského lesa poskytla svědectví o pozdním glaciálu a holocénu v této oblasti, která je jednou z faunisticky nejprobádanějších ve střední Evropě. Nálezy kvartérní fauny v jižních Čechách jsou velmi vzácné, proto jsou tyto dva půdní profily nedaleko Českého Krumlova tak důležité pro pochopení postglaciálního vývoje střední Evropy. Sukcese ukázaly velmi rychlý nástup lesních druhů, které od boreálu do subboreálu dominovaly na obou lokalitách. Rozvoj lesa v klimatickém optimu holocénu dosáhl maxima díky absenci neolitického člověka. Stepní druhy téměř úplně vymizely během tohoto období. Mladoholocenní vývoj je zde spojen s úbytkem lesa na jedné lokalitě a odlesněním na druhé lokalitě, což je pravděpodobně dáno kombinací poklesu vlhkosti a lidské činnosti. Profily také zachytily řadu druhů kolonizujících střední Evropu z jihu. Některé se zde objevují mnohem dříve, než bylo očekáváno.

Klíčová slova: měkkýši, holocén, pozdní glaciál, sukcese, paleoekologie

Abstract

Rich mollusc assemblages preserved in two profiles of fossiliferous sediment in the Blanský les area, provided the evidence about the Late Glacial and Holocene in this region, which is one of the most faunistically known areas of Central Europe. Findings of Quaternary faunas are very rare in Southern Bohemia, so these two soil profiles near Český Krumlov are so important for understanding the postglacial succession of Central Europe. The fossil mollusc assemblages showed an early appearance of forest species, which dominated both sites from the Boreal till Subboreal. Forest development in the Holocene Climatic Optimum reached a maximum, due to the absence of Neolithic man. Steppe species almost completely disappeared during this period. The development of the Young Holocene was linked to a decrease of the forest on the first site and the deforestation of the second site, due to a combination of a humidity decrease and human impact. In addition, some southern elements involved in the postglacial colonization of Central Europe, were found there. A few of them were found in a much older deposit than expected.

Key words: Mollusca, Holocene, Late Glacial, succession, paleoecology

Obsah

1	Úvod	7
1.1	Krystalické vápence na jihu Čech	8
1.1.1	Sudslavice a Volyně	8
1.1.1.1	Sudslavice	9
1.1.1.2	Volyně	9
1.1.2	Dobrkovice – Vyšenské kopce	10
1.1.2.1	Etapa první	10
1.1.2.2	Etapa druhá	11
1.1.2.3	Etapa třetí	11
1.2	Cíle práce	12
2	Metodika	13
2.1	Mocnost vrstev	14
2.2	Absolutní datování	16
2.3	Chronologie	16
2.4	Grafy a tabulky	16
3	Popis sukcese	18
3.1	Sukcese U Hamru	18
3.2	Hučnice	27
4	Diskuze	35
4.1	Fosilní záznam vs. recentní malakofauna	35
4.1.1	Druhy pouze recentní	37
4.1.1.1	Druhy, jejichž fosilizace není příliš pravděpodobná	37
4.1.1.2	Mokřadní druhy	37
4.1.1.3	Druhy vázané na okolí Vltavy	37
4.1.1.4	Vzácné druhy	38
4.1.1.5	Hojné druhy	38
4.1.2	Druhy pouze fosilní	38
4.1.2.1	Glaciální a staroholocenní prvky	39
4.1.2.2	Druhy klimatického optima	39
4.1.2.3	Alpské prvky	39
4.1.2.4	Neočekávané nálezy	39
4.1.2.5	Druhy nepřítomné v pásmu vápenců	40
4.2	Hlavní trendy sukcese	40

4.3	Biostratigraficky a biogeograficky významné druhy.....	42
4.3.1	Rychlý nástup lesních druhů.....	42
4.3.2	<i>Discus ruderatus</i> jako nástroj biostratigrafie v západní a střední Evropě	43
4.3.3	Oscilace areálu alpských druhů	44
4.3.4	Zvýšená vlhkost v klimatickém optimu holocénu.....	45
4.3.5	Stepní bottleneck	46
4.4	Semikvantitativní metoda vs kvantitativní metoda	48
4.4.1	Nové druhy U Hamru – svah.....	49
4.4.1.1	Nové druhy pro jednotlivé vrstvy	50
4.4.2	Nové druhy Hučnice – štola.....	50
4.4.2.1	Nové druhy pro jednotlivé vrstvy	50
4.4.3	Přínos kvantitativního zpracování	51
5	Závěr	52
6	Seznam použité literatury	53
7	Přílohy.....	58

Seznam obrázků

Obr. 1: Mapa ukazující pozici kvartérních profilů u Českého Krumlova	12
Obr. 2: Náskres profilu U Hamru – svah a popis vrstev z původní práce (Ložek, 2000a)	15
Obr. 3: Náskres profilu Hučnice – štola a popis vrstev z původní práce (Ložek, 2000a).....	15
Obr. 4: Vývoj celkového počtu všech individuů a počtu nedeterminovaných schránek	17
Obr. 5: U Hamru – svah; MSS – druhové měkkýší spektrum pro hlavní ekologické skupiny	19
Obr. 6: U Hamru – svah; MSS – druhové měkkýší spektrum pro všechny nalezené ekologické skupiny.....	19
Obr. 7: U Hamru – svah; MSI – měkkýší spektrum individuů pro hlavní ekologické skupiny.....	20
Obr. 8: U Hamru – svah; MSI – měkkýší spektrum individuů pro všechny nalezené ekologické skupiny	22
Obr. 9: Malakodiagram profilu U Hamru – svah, MSI histogram.....	26
Obr. 10: Hučnice – štola; MSS – druhové měkkýší spektrum pro hlavní ekologické skupiny	27
Obr. 11: Hučnice – štola; MSS – druhové měkkýší spektrum pro všechny nalezené ekologické skupiny.....	29
Obr. 12: Hučnice – štola; MSI – měkkýší spektrum individuů pro hlavní ekologické skupiny.....	30
Obr. 13: Hučnice – štola; MSI – měkkýší spektrum individuů pro všechny nalezené ekologické skupiny	31
Obr. 14: Malakodiagram profilu Hučnice – štola, MSI histogram	34

Seznam tabulek

Tab. 1: Absolutní datování	16
Tab. 2: Ekologické skupiny	18
Tab. 3: Soupis nalezených měkkýších společenstev na jednotlivé vrstvy profilu U Hamru – svah	24
Tab. 4: Soupis nalezených měkkýších společenstev na jednotlivé vrstvy profilu Hučnice – štola	32
Tab. 5: Porovnání recentní a fosilní malakofauny	36
Tab. 6: Počet nalezených druhů v profilu U Hamru – svah v roce 2000 a 2018.....	50
Tab. 7: Počet nalezených druhů v profilu Hučnice – štola v roce 2000 a 2018.....	50

1 Úvod

Nemarinní měkkýší společenstva z kvartérních sedimentů zachycují vývoj bezprostředního okolí místa, na kterém tyto uloženy vznikají (Ložek, 1964; Juříčková et al., 2014a). Chceme-li pozorovat kvartérní vývoj na větším zeměpisném měřítku a sledovat změny areálů jednotlivých druhů, musíme získat mnoho takových sukcesí. Z tohoto hlediska je oblast České a Slovenské republiky ideálním prostorem pro studium vývoje malakofauny a jejím prostřednictvím i prostředí v období pozdního glaciálu a holocénu. Zde bylo totiž mezi roky 1948 až 2013 odhaleno celkem 302 profilů fosiliferních půdních sedimentů, jenž poskytly měkkýší schránky pozdněglaciálního či holocenního stáří (Horáčková et al., 2015). Takto hustě probádaná oblast v oboru mladokvartérní paleomalakologie je celosvětový unikát. Sérii objevů nových mladokvartérních půdních profilů zde však jistě není konec. Z oněch 302 profilů je spousta těch, které nebyly dostatečně zpracovány (Horáčková et al., 2015) a mohou tak stále poskytnout celou řadu informací, které by mohly objasnit postglaciální vývoj střední Evropy. Ve své bakalářské práci (Menšík, 2016) jsem se snažil shrnout a ucelit obraz vývoje měkkýšů zapojeného lesa napříč evropskými profily. Z této mé bakalářské práce a dalších prací, které syntetizují poznání z jednotlivých profilů do širšího obrazu (např. Juříčková et al., 2014; Limondin-Lozouet and Preece, 2014; Horáčková et al., 2015), je na první pohled patrná prostorová a časová nerovnoměrnost v geografickém rozložení profilů. Protože se většina těchto mladokvartérních profilů v České republice váže na čtyři oblasti (Český kras, Moravský kras, České středohoří a Polomené hory) (Horáčková et al., 2015), vznikají tak mimo tyto oblasti „slepá“ místa neboli místa bez fosilních dokladů. Na významu pak nabývají profily, které se nacházejí mimo jmenované oblasti s vysokou hustotou profilů. Takové profily mohou propojit zmíněná „slepá“ místa s těmi vysoce probádanými. Časovou nerovnoměrností míním fakt, že zdaleka ne všechny profily na území bývalého Československa zaznamenaly celé období od pozdního glaciálu do recentu, většina zaznamenává pouze část tohoto období (Horáčková et al., 2015).

Tato práce se zabývá dvěma profily, které mají ve světle výše popsané problematiky mimořádný význam. V těchto dvou půdních profilech označených jako U Hamru – svah a Hučnice – štola se zachovalo značné množství schránek suchozemských plžů z období od pozdního glaciálu do recentu (Ložek, 2000a). Profily svou polohou náleží do národní přírodní rezervace Vyšenské kopce, která je součástí chráněné krajinné oblasti Blanský les. Význam jejich zeměpisné polohy v kontextu sítě střeoevropských mladokvartérních profilů je v zásadě trojí.

Zprv je to tyto profily těmi nejizolovanějšími v rámci československé sítě profilů. Doposud není na území bývalého Československa mladokvartérní lokalita, která by byla od zbylých oddělena tak rozsáhlým „slepým“ územím (Juříčková et al., 2014a; Horáčková et al., 2015). Důvodem této izolovanosti je fakt, že jižní Čechy nemají vyvinuté primárně vápnité čtvrtohorní sedimenty, ve kterých

by se nám fosilní materiál zachoval. Výjimku tvoří metamorfované krystalické vápence, které se zde ostrůvkovitě vyskytují (Kovanda, 1987). Právě na jedno takové ložisko krystalických vápenců se vážou profily U Hamru – svah a Hučnice – štola (Ložek, 2000a). Tato izolace z nich činí de facto jediný zdroj informací o mladokvartérním vývoji malakofauny na jihu Čech.

Zadruhé jsou tyto nálezy kvartérní fauny z Vyšenských kopců jedinou lokalitou propojující profily z Čech a Rakouska (Frank, 2006; Horáčková et al., 2015; Menšík, 2016). Rakousko má poměrně početnou síť 173 kvartérních profilů, které byly shromážděny v souhrnném díle (Frank, 2006). Pokud bychom nepočítaly profily U Hamru – svah a Hučnice – štola, kvalitně zpracovaný kvartérní profil v Čechách nejbližší k Rakousku bychom hledali v Českém krasu. Na Jižní Moravě je situace jiná, zde je vícero kvalitních profilů (Juříčková et al., 2014a; Horáčková et al., 2015; Menšík, 2016). Tyto jihočeské profily se tak řadí mezi další geograficky významné profily v rámci Evropy propojující místa vysoce probádaná. Ze západní Evropy jsou to například západoněmecké profily Kloster Mühle (Meyrick, 2003) a Direndall (Meyrick, 2000). Tyto osamocené profily leží mezi francouzskou sítí profilů (jenž jsou kvalitně zpracovány) (např. Limondin and Rousseau, 1991; Bertran et al., 1998; Granai and Limondin-Lozouet, 2014) a východoněmeckými profily (jenž jsou zpracovány z let okolo roku 1970 a většinou postrádají radiokarbonové datování) (např. Mania and Stechemmessenger, 1969; Mania, 1973). Pokud chceme nahlížet na vývoj kvartéru v celoevropském měřítku, jsou takové propojující profily velice důležité (Menšík, 2016).

Zatřetí poskytují tyto profily doklady o pronikání druhů na území České republiky v severojižním směru. Zejména se jedná o středoevropské druhy se současným alpským areálem rozšíření. Takovými druhy jsou například *Aegopis verticillus* (Lamarck, 1822) nebo *Chilostoma achates* (Rossmässler, 1835) (Ložek, 2000a; Menšík, 2016).

1.1 Krystalické vápence na jihu Čech

Jak bylo poznamenáno výše, nálezy kvartérní fauny jsou v jižních Čechách velmi vzácné (např. Dubský, 1949). Proto jsou nálezy, kterými se tato práce zabývá, tak významné. V této podkapitole bych chtěl shrnout historické nálezy kvartérní fauny v jižních Čechách, které předcházely objevu profilů U Hamru – svah a Hučnice – štola.

1.1.1 Sudslavice a Volyně

První krystalické vápence uchovávající kvartérní faunu z jihu Čech jsou popsány z konce 19. století od Sudslavic (Woldřich, 1881) a začátku 20. století od Volyně (Želízko, 1924). Obě lokality autoři označují jako diluviální (pleistocenní), ale V. Ložek (Ložek, 2000a) usuzuje, že se jedná alespoň z části o holocenní profily. Obě lokality by bylo dobré prozkoumat znovu, bohužel původní sedimenty na obou lokalitách zanikly (Ložek, 2000a).

1.1.1.1 Sudslavice

Lokalita se nachází jižně od Sudslavic na pravém břehu řeky Volyňky. Na této lokalitě objevil roku 1879 J. N. Woldřich malý kamenný lom, kde byly v obnažené stěně krystalického vápence dvě pukliny vyplněné kvartérními sedimenty (Woldřich, 1881). Tyto uloženiny poskytly velké množství obratlovčích kostí, zubů a také pár měkkýších schránek. Dohromady nálezy za čtyři roky čítaly asi 9000 kostěných fragmentů, 13000 zubů a několik exemplářů měkkýších schránek. Kvartérní sedimenty byly bezezbytku zpracovány, a tak není možno se jimi v současnosti zabývat. Dle výpovědi dělníka pracujícího v lomu zjistil J. N. Woldřich, že se zde již před započatím těžebních prací nacházela puklina ve skále. Tato puklina dávala vzniknout jeskyni, která byla odtěžena, a zbyly po ní pouze ony dvě pukliny (Woldřich, 1884). Puklina I poskytla dle Woldřicha faunu glaciální a stepní, kdežto Puklina II poskytla lesní a pastvinou faunu. Sediment první pukliny je tedy pleistocenního stáří, zatímco sediment druhé pukliny je alespoň z části holocenní (dle Woldřicha do doby bronzové) (Woldřich, 1882). Měkkýšů bylo nalezeno jen několik kusů, a to pouze velkých druhů (Woldřich, 1884). Je proto otázkou, zda je to tím, že měkkýší ulity byly získány jako vedlejší produkt a ostatní menší druhy byly pod rozlišovací schopností aplikované metody výzkumu. Nebo je to dáno tím, že se jednalo o útroby jeskyně, kam se měkkýši dostávají jen výjimečně (Pokorný and Vrabec, 2011).

Sudslavická lokalita je archeologicky zajímavou lokalitou, neboť Woldřich zde našel řadu archeologických předmětů. Jednalo se o 150 kamenných a 200 kostěných artefaktů a dále asi 400 fragmentů kostí (rozbitých rukou člověka). Woldřich předpokládal, že se jednalo o paleolitickou kamennou industrii a kosti člověkem opracované či rozbité za účelem získání mozku. Dále však bylo nalezeno ohniště a přímý důkaz o přítomnosti člověka - fragmenty lebky (os. parietale a os. occipitale) a jeden premolár. Fragmenty lidské lebky podle Woldřicha nesou znaky porušení rukou člověka (Woldřich, 1884). Na základě všech těchto nálezů by se mělo jednat o kulturu přechodnou Solutereénsko (60–70 tis. let) – Magdalénskou (10–60 tis. let)¹. Výpovědní hodnota těchto nálezů byla však zpochybněna jinými autory, považujícími je za přirozeně vzniklé kamenné a kostěné fragmenty (review Dubský, 1949).

1.1.1.2 Volyně

Od roku 1902 se J. V. Želízko věnoval čtvrtohorním sedimentům na třech lokalitách, které nazval Děkánský vrch, Zechovice I a Zechovice II. Lokality Zechovice I a Zechovice II se nachází ve vápencových skalách blízko Zechovic, kde se těžil kámen. Zechovice I poskytly pouze pleistocenní faunu, kdežto Zechovice II i doklady o fauně holocenní. Taktéž profil Děkánský vrch poskytl faunu pleistocenní i holocenní. Lokalita Děkánský vrch je profil pod Děkánským vrchem jihozápadně od Děkánského

¹ Datování paleolitických kultur je odhad podle (Zeuner, 1938 dle Prošek, 1946).

potoka. Dohromady za 18 let výzkumu na těchto lokalitách Želízko našel 107 druhů obratlovců (54 savců, 49 ptáků, 3 obojživelníci a 1 ryba). Měkkýšů zde bylo nalezeno celkem 35 druhů (Zechovice I – 14 druhů měkkýšů, Zechovice II – 22 druhů měkkýšů, Děkanský vrch – 22 druhů měkkýšů) (Želízko, 1924). Doklady o člověku žádné. Za zmínku stojí vysoká akumulace (asi z dvanácti jedinců) koňských ostatků s charakteristickými frakturami v profilu Děkanský vrch (Želízko, 1923).

1.1.2 Dobrkovice – Vyšenské kopce

Objevy kvartérních fosiliferních profilů na této lokalitě v okrese Český Krumlov probíhaly v zásadě ve třech etapách. První etapa z třicátých let 20. století přinesla první kvartérní profil později nazvaný Dobrkovice I (Franz, 1936; Liebus, 1936). Druhá etapa z šedesátých let 20. století přinesla dva nové profily nazvané Dobrkovice II a Dobrkovice III (též Dobrkovický komín) (Fejfar, 1961; Kovanda, 1987). Třetí etapa z devadesátých let 20. století přinesla revizní výkop profilu Dobrkovice III a dva nové profily U Hamru – svah a Hučnice – štola (Ložek, 2000a).

1.1.2.1 Etapa první

Roku 1933 došlo v obci Staré Dobrkovice k objevu osteologického materiálu. Ve skalním převisu, přes který tehdy stála kůlna patřící k sousednímu domu č. p. 207, začal majitel kopat sediment, který se ukázal být plný nápadných kostí. Majitel uvědomil odborníky, a tak zde L. Franz a A. Liebus provedli výkop (Franz, 1936; Liebus, 1936; Zavřel, 1996). Výkop odhalil četnou obratlovčí faunu a též malou paleolitickou stanici s kostěnými artefakty i kamennou industrií (Franz, 1936; Liebus, 1936). Zajímavé je, že na základě sporé kamenné industrie se jedná o nejstarší doklad přítomnosti člověka v jižních Čechách. Podle archeologie je tato lokalita datována do Mounstérienu (100–140 tis. let)² (Dubský, 1949). Zajímavé nálezy obratlovčí fauny byly na této lokalitě výrazně ovlivněny člověkem.

Z predátorů zde byli nalezeni tyto: *Hyaena spelaea*, *Lupus* aff. *suessi*, *Lupus spelaeus*, *Lupus* sp., *Leucocyon lagopus*, *Vulpes meridionalis*, *Vulpes alopex*, *Ursus spelaeus*, *Felis spelaea*, *Meles* sp.

Z velkých býložravců byli nalezeni tyto: *Rhinoceros antiquitatis*, *Elephas primigenius*, *Eguus germanicus*, *E. przewalski*, *E* aff. *steinheimensis*, *E* aff. *hemionus*, *Bison priscus*, *Bos* sp., *Cervus megaceros*, *C.* sp., *Rangifer tarandus*, *Sus scrofa*.

Z hlodavců byli nalezeni tyto: *Lepus variabilis*, *L. cuniculus*, *Spermophilus rufescens*.

Z ptáků byli nalezeni tyto: *Tetrao urogallus*, *T. tetrix*, *T. medius*, *Lagopus* sp. (Liebus, 1936).

² Datování paleolitických kultur je odhad podle (Zeuner, 1938 dle Prošek, 1946).

1.1.2.2 Etapa druhá

Roku 1961 byly v blízkém okolí profilu Dobrkovice I odhaleny dva další pleistocenní profily obsahující jak obratlovčí tak i měkkýší fosílie. První profil označený jako Dobrkovice II se nachází 25 m nad úrovní nivy potoka. Jedná se o jeskyni ve starém lomu vyplněnou sedimentem, který se podle nálezů malých savců a měkkýšů tvořil během nejmladší fáze starého pleistocénu. Druhý profil Dobrkovice III se nachází v úrovni nivy potoka. Je tvořen sedimentem mladopleistocenního stáří, který vyplňuje krasový svislý komín (Fejfar, 1961). Tato puklina, nebo chceme-li komín, měla 2,5 m šířky a sediment měl asi 5 m mocnost. K odkryvu došlo průzkumnou rýhou Geologického průzkumu n. p. na levém břehu potoka Hučnice (Kovanda, 1987). O. Fejfar odebral z těchto profilů materiál a zpracoval obratlovčí díl fauny (Fejfar, 1961). Měkkýší část zpracoval J. Kovanda. Co se týče měkkýšů na staropleistocenní lokalitě Dobrkovice II bylo nalezeno dohromady 28 druhů, což není mnoho (Kovanda, 1987). Dobrkovice III však poskytly pouze 12 měkkýších druhů, přičemž na počet exemplářů se jednalo zejména o jeden druh *Clausilia dubia* (77 exemplářů). Ostatní druhy byly v jednom až třech exemplářích. Na této lokalitě bylo litologicky rozlišeno pět vrstev, přičemž měkkýší schránky podaly pouze vrstvy 2, 4 a 5. Chronostratigrafie na základě obratlovčí i měkkýší fauny předpokládala, že se jedná o poslední glaciál a nástup poledové doby. Zajímavé je, že tato lokalita Dobrkovice III při revizi v roce 1986 nebyla nalezena (Kovanda, 1987).

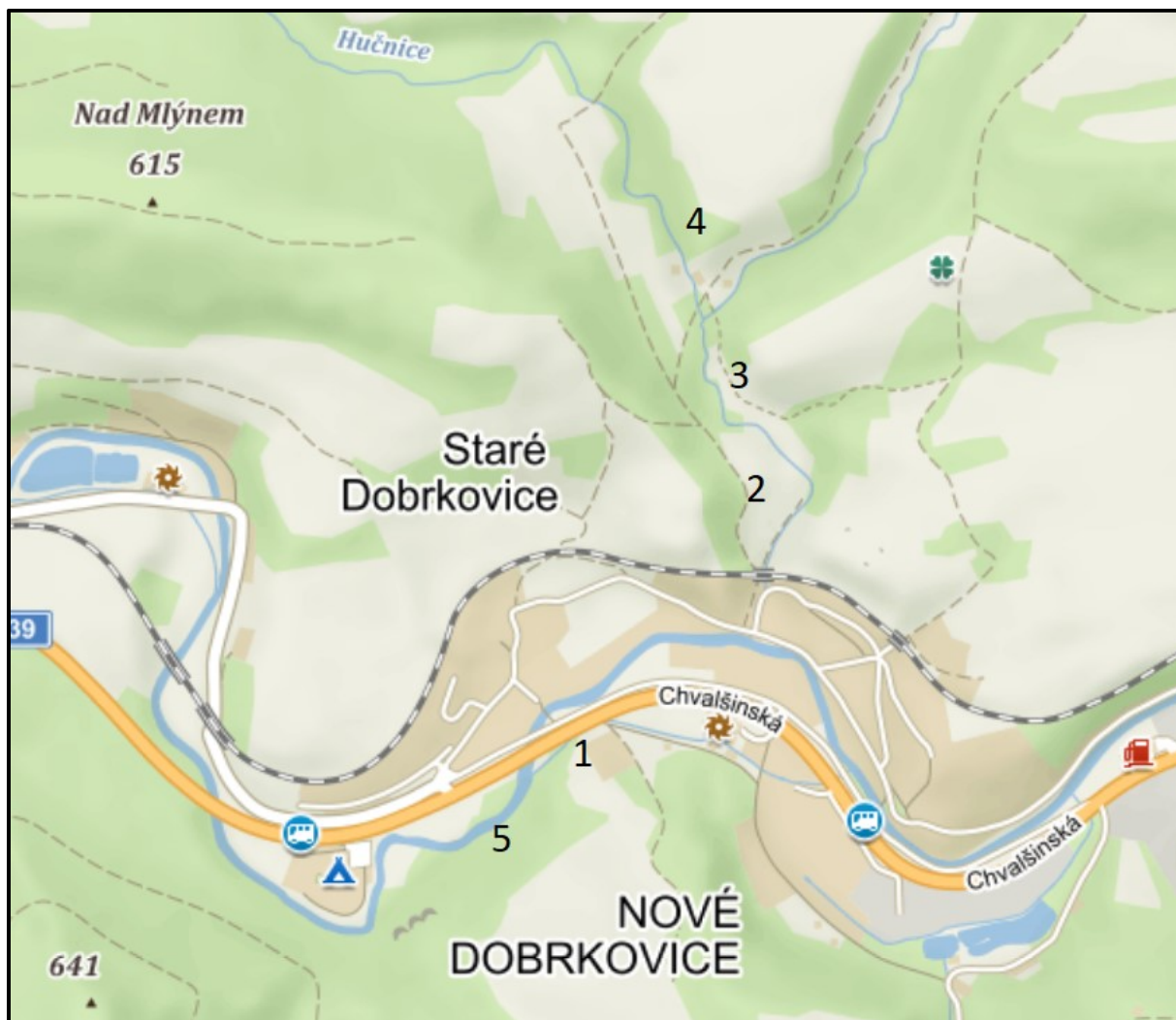
1.1.2.3 Etapa třetí

Předchozí etapa poskytla doklady o významu této lokality pro paleomalakologii kvartéru, a proto se zde od roku 1994 uskutečnil nový výzkum, který odhalil dvě nové perspektivní lokality U Hamru – svah a Hučnice – štola. Dále roku 1995 proběhl revizní výkop profilu Dobrkovice III, který přinesl řadu nových zjištění. Zaprvé litologie, jak jsem psal výše, prvně vykopaný profil Dobrkovice III měl mocnost 5 m a odlišoval 5 vrstev. Revizní výkop odhalil pouze 2,5m profilu a V. Ložek zde odlišil 9 základních vrstev. S tímto se pojí naprosto odlišná frekvence odběru vzorků. Zadruhé počet druhů, přestože byl revizní profil doposud zpracován pouze semikvantitativně, přinesl řadu nových druhů, a tak zatím celková měkkýší fauna zde čítá 23 druhů (Ložek, 2000a).

Nový profil Hučnice – štola leží na levém břehu Hučnice nad ústím přítoku Traklín (Vyšenský potok). Profil se nachází na úpatí svahu, kde ho odkrylo ústí průzkumné štoly na grafit. Litologicky bylo rozlišeno 9 vrstev sedimentů. Profil byl až do nynějška zpracován semikvantitativně, což přineslo předběžně celkem 40 druhů měkkýšů (Ložek, 2000a).

Druhý nový profil U Hamru – svah se nachází na pravém břehu Polečnice ve strmém, k severozápadu obráceném svahu, blízko lokalitě Dobrkovice I. Tento profil je výše položen a dodnes

se nachází v lese. Litologicky bylo odlišeno 8 vrstev sedimentů. Profil byl až doposud zpracován semikvantitativně, což přineslo předběžně celkem 46 druhů měkkýšů (Ložek, 2000a).



Obr. 1: Mapa (www.mapy.cz) ukazující pozici kvartérních profilů u Českého Krumlova, čísla označují pozici profilů; 1 – Dobrkovice I, 2 – Dobrkovice II, 3 – Dobrkovice III (Dobrkovický komín), 4 – Hučnice – štola, 5 – U Hamru – svah

1.2 Cíle práce

Počáteční stav zpracování těchto dvou profilů je takový: půdní profily byly identifikovány v krajině, výkopem bylo odhaleno souvrství, ze kterého byly odebrány půdní vzorky, jež byly semikvantitativně zpracovány. Tato práce si stanovuje za cíle detailní zpracování vzorků, na jehož základě provede rekonstrukci prostředí. Dále porovná výslednou fosilní malakofaunu Blanského lesa s tou recentní a přínos detailního zpracování se semikvantitativním zpracováním.

2 Metodika

V rámci soustavného výzkumu CHKO Blanský les v letech 1994 a 1995 byly ze třech vykopaných profilů odebrány vzorky fosiliferních sedimentů (Ložek, 1995, 1996, 2000a). Odběry proběhly standardním způsobem zavedeným ve střední Evropě (Ložek, 1964). Ve vykopaném profilu širokém alespoň 80 cm byly odlišeny jednotlivé lithologické vrstvy sedimentu na základě makroskopických odlišností ve složení a kvalitě, neboť v různém složení sedimentu se odráží různé klimatické podmínky, které v době vývoje souvrství panovaly. Když byly vrstvy odlišeny, bylo zprostřed každé z nich odebráno 8 dm³ materiálu. Tyto vzorky byly jeden po druhém rozplaveny přes síto. Zbylý materiál byl vysušen v laboratorních podmínkách. Takto zpracované vzorky obsahují kromě schránek měkkýšů i organický materiál, rostlinné zbytky různého druhu, osteologický materiál a ostatky členovců. Dále byl tento materiál prohlédnut V. Ložkem pod binokulární lupou a předběžně determinován, aniž byl ovšem dále tříděn. Druhy měkkýšů nalezené touto metodou byly sepsány do tabulky, prezentující přítomnost či absenci nalezených druhů v jednotlivých vrstvách profilů (Ložek, 2000a). Tento způsob zpracování vzorků se nazývá metodou semikvantitativní. Výhody a nevýhody této metody, kterou je zpracováno mnoho profilů na území Česka a Slovenska, porovnává v této práci samostatná kapitola (viz. Kap. 4.4). Po prezentaci těchto předběžných výsledků následovala pauza ve výzkumu až doposud, pokud ovšem nepočítáme radiokarbonové datování profilů Hučnice – štola a Dobrkovice III (Juříčková et al., 2014). Tato práce zpracovává materiál pouze dvou ze tří profilů, a to sice z těch nových převážně holocenních (U Hamru – svah a Hučnice – štola).

Nyní byly od zbytku sedimentu za pomoci binokulární lupy systematicky odděleny měkkýši schránky i osteologický materiál. Měkkýši schránky byly, pokud to bylo možné, určeny do druhu na základě charakteristických tvarů či sopek podobným způsobem, jako se determinují recentní ulity. Rozdíl je ovšem v tom, že u recentních schránek se při determinaci pracuje téměř vždy s kompletní schránkou, kdežto ve fosilním materiálu jsou schránky úplně poměrně vzácné. Kvůli tomu se při determinaci fosilních materiálů musí determinátor věnovat hlavně povrchovým strukturám, jako jsou jizvy, žebírka, rýhy atd. Díky těmto znakům pak lze určit i tzv. ploché střepy, které tvoří velkou část až většinu materiálu. Veškerý determinovaný materiál jsem předkládal ke kontrole doc. RNDr. L. Juříčkové, PhD. Čím větší je schránka, tím větší je pravděpodobnost, že se schránka nezachová celá. Téměř kompletní ulity velkých druhů jako je například *Fruticicola fruticum* se tak v našem případě velmi vzácně nacházejí pouze v těch nejmladších vrstvách. Velmi malé druhy, jako je například *Vallonia costata*, se naopak zachovávají v celku hojně. Důvod, proč zde tato svá pozorování uvádím, je následovný. Krokem, který odlišuje semikvantitativní a kvantitativní metodu, je nepochybně převedení získaných informací o zastoupení druhů ve vrstvách na přesná čísla, reprezentující počty

jedinců. Jak jsem však uvedl, není možno počítat pouze celé zachované schránky, neboť jejich výskyt je vzácný a značně ovlivněný ve prospěch některých druhů. V. Ložek popsal ve své monografii metodu, která tento problém řeší následujícím způsobem. Sečtou se celé schránky a fragmenty jsou podle určitých poměrů přepočítány na jedince (Ložek, 1964). Tato metodika se občas používá (např. Rousseau et al., 1993; Alexandrowicz, 2014). Nevýhodou této metody ale je výrazná časová náročnost, což by nebyl problém, kdyby se jednalo o zpracování několika profilů. V rámci střední Evropy se ovšem v současnosti zpracovává mnoho desítek profilů odebraných zejména Vojenem Ložkem. V Evropě bylo navrženo vícero metod řešících počítání fragmentů schránek. Další metodou je například počítání pouze fragmentů nesoucí vrchol (apex) (např. Meyrick and Preece, 2001; Meyrick, 2003). Metoda, která je použita v této práci, spočívá v tom, že se jako jedinci započítávají části schránek nesoucí alespoň jednu z těchto částí ulit: píštěl (umbilicus), vrchol (apex) nebo obústí. Nemusí se jednat ani o celou část, může to být i fragment. V případě, že se některý z druhů ve vrstvě zachoval pouze ve formě plochých střepů, tedy z fragmentů bez zmíněných částí, byl započítán jako jeden jedinec.

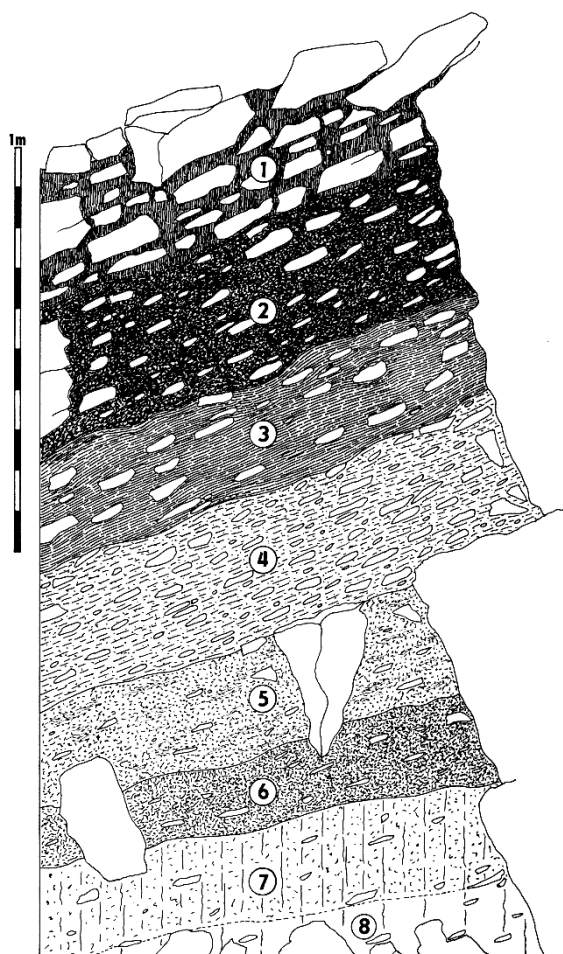
Může se zdát, že jde o objektivní pravidlo, podle kterého dojde každý nezávisle ke stejným číslům. Domnívám se ale, že každý, kdo by se pokusil spočítat některý z početnějších druhů, by došel brzy k otázkám jako například: jak velká část vrcholu, obústí či píštěle musí být zachována, aby se mohla započítat? Neboť ani u jedné z těchto částí ulit není možné snadno říci, kde začíná. Počítá se pouze první závit u vrcholu nebo je vrchol tvořen více závity? Faktem je, že když nejsou jasně daná pravidla, záleží na osobě, jenž sčítání provádí, jaká kritéria si stanoví. Jsem tedy přesvědčen, že konkrétní součty by se u dvou různých osob lišily, ale poměry zastoupení jednotlivých druhů by zůstaly stejné. Pokud bych měl popsat svá kritéria, která jsem použil, tak vrchol jsem počítal pouze, pokud byl přítomný poslední závit. U píštěle jsem měl poněkud širší kritérium. Počítal jsem již okraj píštělové deprese. Obústí je u některých druhů zcela jasné (má například zuby či laloky) např. *Causa holosericea*, *Isognomostoma isognomostomos* nebo *Vertigo* sp., u jiných méně jasné (je ztlustlé) např. *Cepaea hortensis*, *Trochulus hispidus* nebo *Monachoides incarnatus*, u jiných není jasné (je ostré) např. *Zonitidae*. V zásadě jsem používal první dvě skupiny druhů s výraznými obústími. U druhů s ostrým obústím není snadné říct, zda se jedná o obústí vyvinuté či ne.

Osteologický materiál byl v těchto dvou profilech poměrně vzácný a vyskytoval se převážně v profilu U Hamru – svah v nejmladší vrstvě. Přesto byl systematicky vytríděn a připraven k budoucí determinaci.

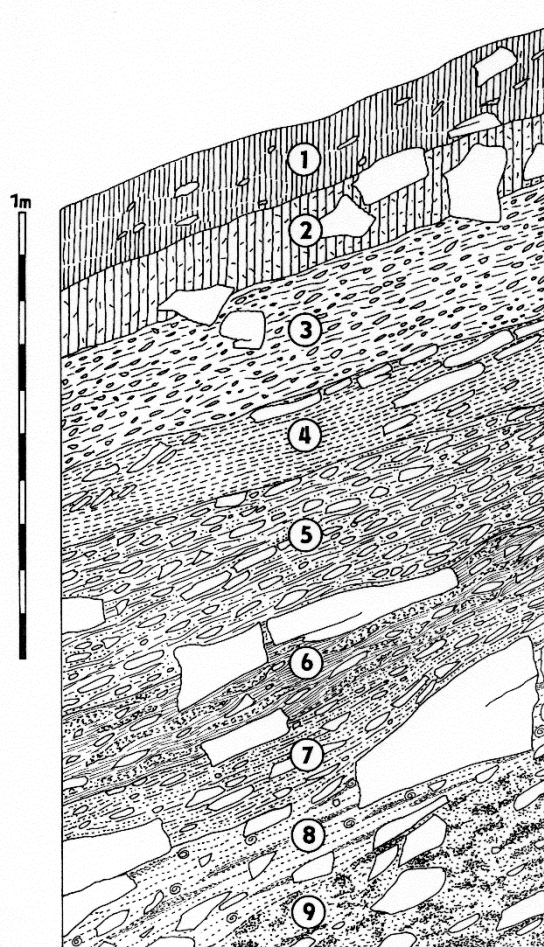
2.1 Mocnost vrstev

Záznamy o mocnosti vrstev a hloubce profilů se z původního výzkumu (Ložek, 2000a) v 90. letech dochovaly ve formě nákrešů obou profilů s měřítkem (viz Obr. 2, 3). Dále se ještě dochovaly poznámky na krabičkách se vzorky z profilu Hučnice – štola z vrstev 1 až 5. Bohužel se tyto poznačené mocnosti

ne zcela shodují s hodnotami odečtenými z nákresů. Protože jsou tedy tyto poznámky nekompletní a nekompatibilní s nákresem, byly použity pro tuto práci hodnoty odečtené z nákresů. Zde ovšem vyvstala otázka, kde hodnoty odečítat. Dojdeme k odlišným mocnostem, pokud je odečítáme zleva, zprava či zprostřed nákresu. Můj názor a taktéž názor V. Ložka (pers. com. V. Ložek) je, že nejsprávnější je odečítání hodnot ze středu nákresu. Mocnosti vrstev profilů jsou tedy v této práci odečtené ze středu nákresu a zaokrouhlené na centimetry. V případě velkých kamenů na hranici vrstev, kdy není jasné, do jaké vrstvy patří, byla přiřazena jejich mocnost k mocnosti vrstvy svrchní.



Obr. 2: Náskres profilu U Hamru – svah a popis vrstev z původní práce (Ložek, 2000a); 1 – černá, silně humózní s balvany; 2 – šedočerná hlína se střední až drobnou drtí; 3 – tmavě hnědošedá hlína s kameny uspořádanými po svahu; 4 – poněkud světlejší hrubě písčité hlína s kameny uspořádanými po svahu; 5 – světleji hnědošedý hrubý hlinitý písek s bělavými partiemi; 6 – jako 5, ale tmavší; 7 – narezlý hrubý písek se sprašovitou příměsí; 8 – převážně okrový písek s vyšším podílem sprašovité složky



Obr. 3: Náskres profilu Hučnice – štola a popis vrstev z původní práce (Ložek, 2000a); 1 – černá prokořeněná humózní hlína; 2 – hnědavě černá humózní drobtovitá hlína, málo drobné suti; 3 – drobná suť s šedohnědou, mírně humózní hlinito-písčitou výplní, hnědé povlaky na kamenech; 4 – drobná suť s šedou provápněnou výplní, po svahu uspořádané desky; 5 – tmavošedá písčité humózní hlína se suti; 6 – jako 5, šedé provápněné šmouhy; 7 – světleji šedá písčité hlína se suti; 8 – světle šedá až okrová písčité hlína, tmavé šmouhy a difúzní mramorování; 9 – hnědě až černě mramorovaná silně písčité hlína, červeně patinované desky vápenců

2.2 Absolutní datování

Pro tyto dva profily je k dispozici řada dat získaných radiokarbonovým datováním z měkkýších schránek (viz. Tab. 1). Část těchto dat byla získána již před touto prací v rámci širšího výzkumu mladokvartérních českých a slovenských profilů (Juříčková et al., 2014a). Druhá část byla získána v rámci této práce.

Tab. 1: Absolutní datování

Profil	Vrstva	Materiál	yr BP	cal yr BC	cal yr BP	Nová data (x)
U Hamru – svah	1	měkkýší ulita	105 ± 24	1684-1733 AD 1807-1928 AD	1709 AD 1868 AD	X
U Hamru – svah	3	<i>D. rotundatus</i>	6270 ± 50	5356-5069	7163	
U Hamru – svah	4	měkkýší ulita	8772 ± 40	8165-8143 7972-7647	10104 9760	X
U Hamru – svah	6	měkkýší ulita	10189 ± 45	10132-9757	11895	X
U Hamru – svah	7	<i>C. lubrica</i>	11420 ± 70	11469-11166	13268	
Hučnice – štola	3	měkkýší ulita	5080 ± 25	4897-4722	6760	
Hučnice – štola	8	měkkýší ulita	9560 ± 30	9137-8784	10911	
Hučnice – štola	9	měkkýší ulita	10370 ± 30	10441-10139	12240	

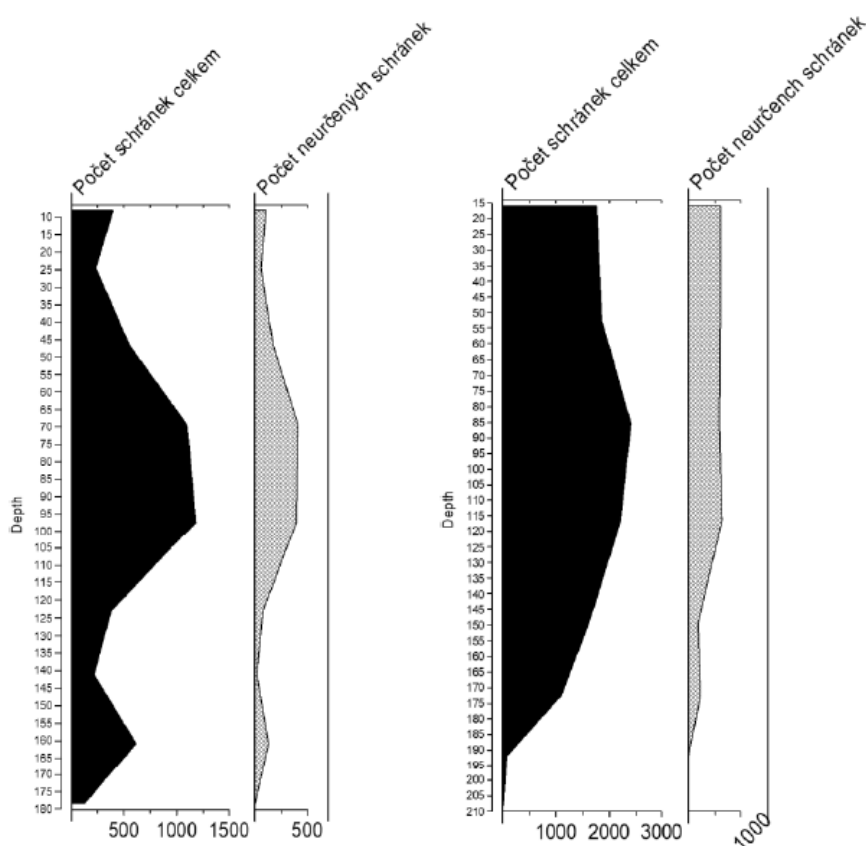
2.3 Chronologie

Použitá je chronostratigrafie *sensu* (Mangerud et al., 1974), tedy pozdní glaciál (13000 – 10000 yr BP), preboreál (10000 – 9000 yr BP), boreál (9000 – 8000 yr BP), atlantik (8000 – 5000 yr BP), subboreál (5000 – 2500 yr BP), subatlantik (2500 – 0 yr BP). S tím, že preboreál a boreál odpovídá přibližně starému holocénu, stejně jako atlantik odpovídá střednímu holocénu, subboreál a subatlantik odpovídá mladému holocénu *sensu* (Walker et al., 2012). Pokud se v textu dotýkám chronologie profilů U Hamru – svah a Hučnice – štola, činím tak prostřednictvím chronostratigrafie *sensu* (Mangerud et al., 1974) nebo širší chronostratigrafie *sensu* (Walker et al., 2012). Pokud však cituji např. z nepublikované databáze československých profilů (Horáčková et. al., unpubl.), využívám chronostratigrafie v databázi či literatuře dostupné. Tedy i nejjemnější chronostratigrafie *sensu* (Jäger, 1969), kterou jsem nepoužil, protože stratigrafie profilů není rozlišena natolik, aby zde mohl být v obou profilech samostatně odlišen epiatlantik nebo subrecent.

2.4 Grafy a tabulky

Výsledky jsou prezentovány pomocí několika grafů (viz. Seznam obrázků) a tabulek (viz. Seznam tabulek). Základní výsledky jsou prezentovány v tabulkách 3 a 4, kde jsou přesné počty exemplářů,

seznam nalezených druhů, ekologické skupiny, mocnosti vrstev a absolutní datování. Dále jsou tyto výsledky zobrazeny pomocí dvou MSI historamů (viz. Obr. 9, 14) vytvořených softwarem Tilia. Ve stejném softwaru byly vytvořeny grafy ukazující počty všech individuí a všech nedeterminovaných schránek napříč profilem (Obr. 4) a grafy ukazující počty individuí jednotlivých ekologických skupin (Příloha 1, 2, 4, 5). Dále jsou součástí práce čtyři MSI (Obr. 7, 8, 12, 13) a čtyři MSS (Obr. 5, 6, 10, 11) spojnicové grafy vytvořené softwarem Microsoft Excel. MSS grafy zobrazují druhové měkkýší spektrum, tedy počty druhů napříč profilem. MSI grafy zobrazují měkkýší spektrum individuí, tedy počty individuí napříč profilem převedené na procentuální zastoupení. Do MSI grafů nebyly započítávány nedeterminované schránky.



Obr. 4: Vývoj celkového počtu všech individuí (grafy nalevo) a počtu nedeterminovaných schránek (grafy vpravo), vlevo profil Hučnice – štola, vpravo profil Hamr – svah

3 Popis sukcese

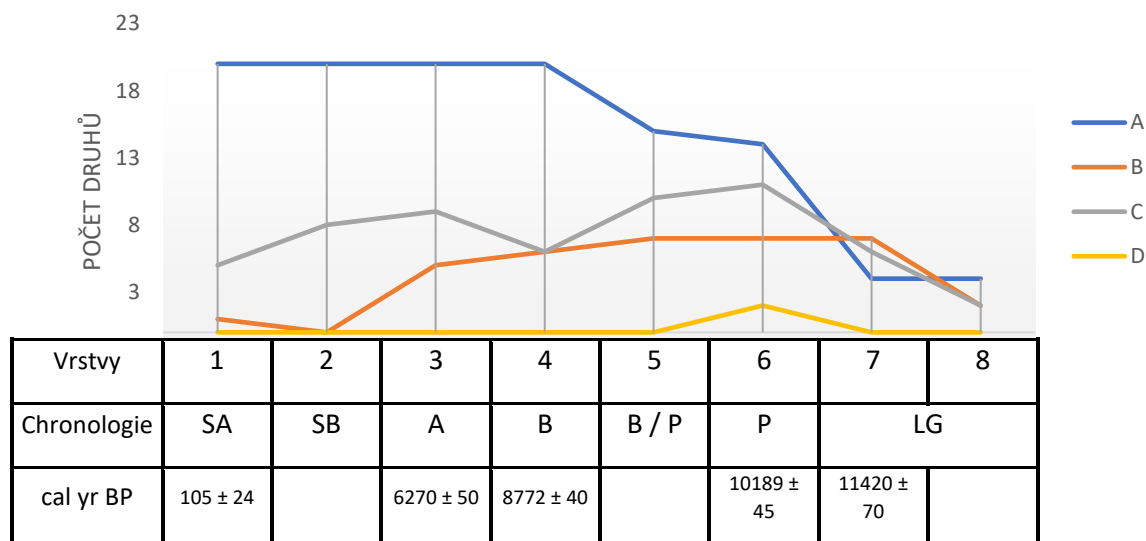
Následuje stručný popis jednotlivých vrstev, vývoje hlavních ekologických skupin a dominantních elementů vrstev. Ekologické skupiny (viz. Tab. 2) jsou použity *sensu* (Ložek, 1964; Juříčková et al., 2014a).

Tab. 2: Ekologické skupiny

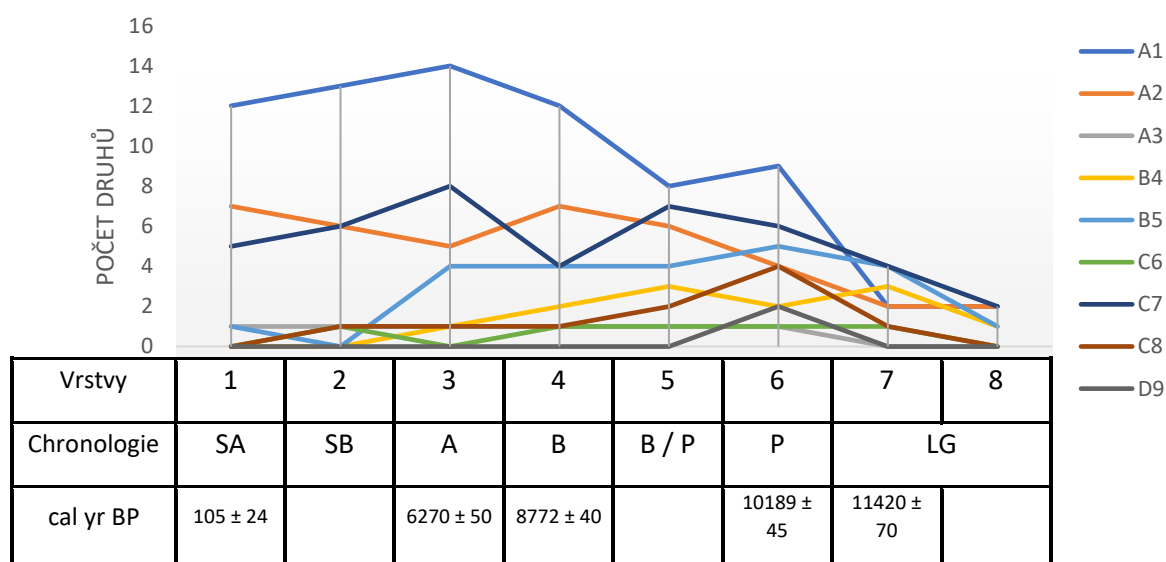
Hlavní ekologické skupiny	Ekologické skupiny	Zkratka ekologické skupiny
Les (<i>sensu lato</i>)	Zapojený les (<i>sensu stricto</i>)	A1
	Les a příležitostně otevřená stanoviště	A2
	Vlhký a lužní les	A3
Bezlesí	Suché otevřené habitaty	B4
	Otevřená stanoviště (od vlhké louky po step)	B5
Les i bezlesí	Převážně suché habitaty	C6
	Středně vlhké nebo další rozmanitá stanoviště (generalisté a synantropové)	C7
	Převážně vlhké habitaty	C8
Mokřady a voda	Mokřad	D9
	Voda	D10

3.1 Sukcese U Hamru

Nepochybně pozdně glaciálního stáří jsou v tomto profilu vrstvy 7 a 8, což podporuje absolutní datování z vrstvy 7 (viz. Tab. 1). Pouze v těchto vrstvách a nikde jinde se objevují staroholocenní druh *Nesovitrea petronella* (L. Pfeiffer, 1853) a druh sprašových stepí *Pupilla loessica* (Ložek, 1954) (např. Ložek, 1964). Již v těchto vrstvách se ale objevují i striktně lesní druhy (A1), konkrétně to jsou *Causa holosericea* (Studer, 1820), *Discus ruderatus* (Hartmann, 1821) a *Isognomostoma isognomostomos* (Schröter, 1784). Tyto jsou doprovázeny druhy světlých lesů (A2) *Fruticicola fruticum* (O.F.Müller, 1774) a *Monachoides incarnatus* (O. F. Müller, 1774), které jsou téměř všudypřítomné v tomto profilu. Ve vrstvě 8 dokonce lesní druhy *sensu lato* (A) převyšují počtem druhů i počtem exemplářů schránek nad druhy otevřené krajiny (B). Obojí se ovšem obrací ve vrstvě 7, kde se počet druhů otevřené krajiny rozroste o dalších pět druhů, zatímco lesní druhy *s.l.* stagnují na počtu čtyř druhů. Vrstva 7 je jedinou vrstvou v profilu, kde je více druhů otevřené krajiny než druhů lesních *s.l.*, což mimochodem platí i o převaze nad druhy indiferentními (C) (viz. Obr. 5).



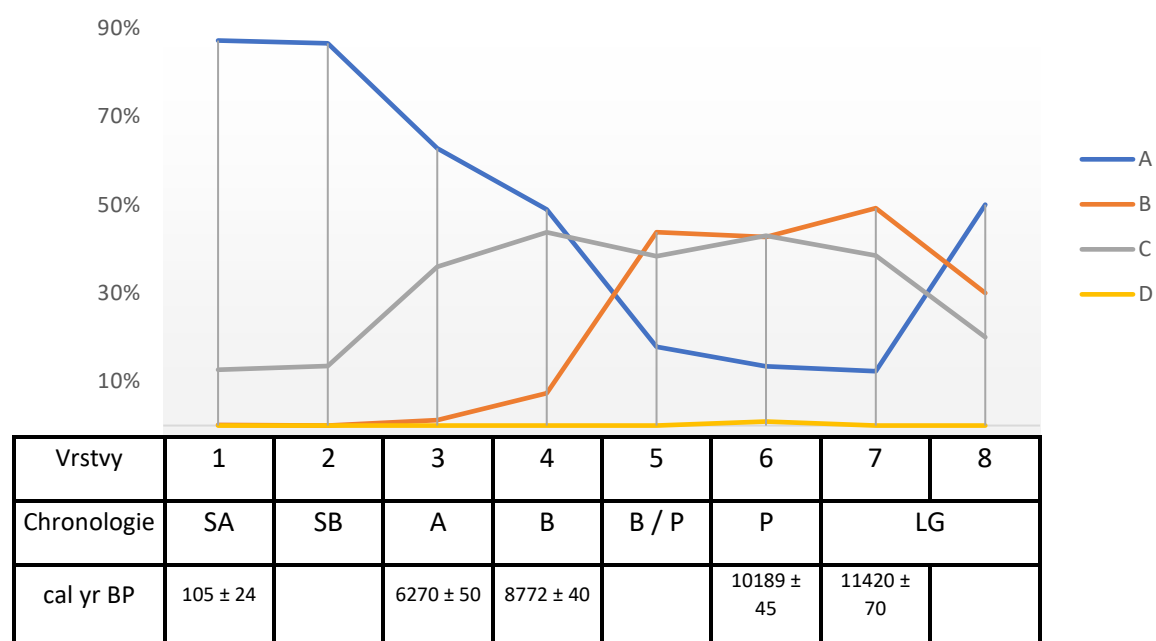
Obr. 5: U Hamru – svah; MSS – druhové měkkýší spektrum pro hlavní ekologické skupiny, A – Les, B – Bezlesí, C – Indiferentní, D – Mokřad / voda; Chronologie *sensu* (Mangerud, 1976), LG – pozdní glaciál, P – preboreál, B – boreál, A – atlantic, SB – subboreál, SA – subatlantic



Obr. 6: U Hamru – svah; MSS – druhové měkkýší spektrum pro všechny nalezené ekologické skupiny, A1 – Zapojený les, A2 – Převážně les, A3 – Vlhký a lužní les, B4 – Suché otevřené habitaty, B5 – Otevřené habitaty, C6 – Vlhké habitaty, C7 – Generalisté, C8 – Suché habitaty, D9 – Mokřad; Chronologie viz. Obr. 5

Vrstva 6 podle absolutního datování zachycuje období okolo začátku holocénu (viz. Tab. 1). V této vrstvě došlo k největšímu nárůstu lesních druhů *s.l.* oproti vrstvě předchozí. Lesních druhů *s.l.* je 3,5krát více, procentuální zastoupení jejich schránek se však téměř nezměnilo. Striktně lesní druhy se na tomto nárůstu druhů podílely největším dílem a od této vrstvy do vrstvy nejmladší tato ekologická skupina dominuje. V rámci tohoto nárůstu se pouze v této vrstvě objevuje v tomto profilu osamocený výskyt dnes horského druhu *Clausilia cruciata* (Studer, 1820). Poprvé se v této vrstvě objevují lesní druhy jako *Ena montana* (Draparnaud, 1801), *Oxychilus depressus* (Sterki, 1880), *Petasina unidentata* (Draparnaud, 1805), *Semilimax semilimax* (J. Férussac, 1802), *Vertigo pusilla* (O. F. Müller, 1774),

Semilimax kotulae (Westerlund, 1883) a *Macrogastra ventricosa* (Draparnaud, 1801). Počty druhů indiferentní ekologické skupiny se v této vrstvě taktéž zvyšují, druhy otevřené krajiny stagnují na svém profilovém maximu sedmi druhů. Glaciální *Pupilla loessica* již vymřela a namísto ní se objevuje druh obecně otevřených stanovišť *Pupilla muscorum* (Linné, 1758). Co se ovšem týče abundancí schránek, jsou ekologické skupiny indiferentní a otevřené krajiny početně téměř vyrovnány a dominují, zatímco lesní druhy zde mají jen malé zastoupení. Nejpočetnějšími druhy (50 exemplářů a více) v této vrstvě jsou *Vallonia costata* (O. F. Müller, 1774), *Clausilia dubia* (Draparnaud, 1805), *Discus rudersatus*, *Vertigo alpestris* (Alder, 1838) a *Pupilla sterrii* (Forster, 1840). Pouze v této vrstvě nacházíme druhy *Columella edentula* (Draparnaud, 1805) a *Vertigo substriata* (Jeffreys, 1833). Taktéž se zde našly dva vlhkomilné druhy *Carychium minimum* (O. F. Müller, 1774) a *Succinea putris* (Linné, 1758), které jsou pravděpodobně kontaminací, soudě na základě jejich recentního vzezření (viz. Tab. 3).



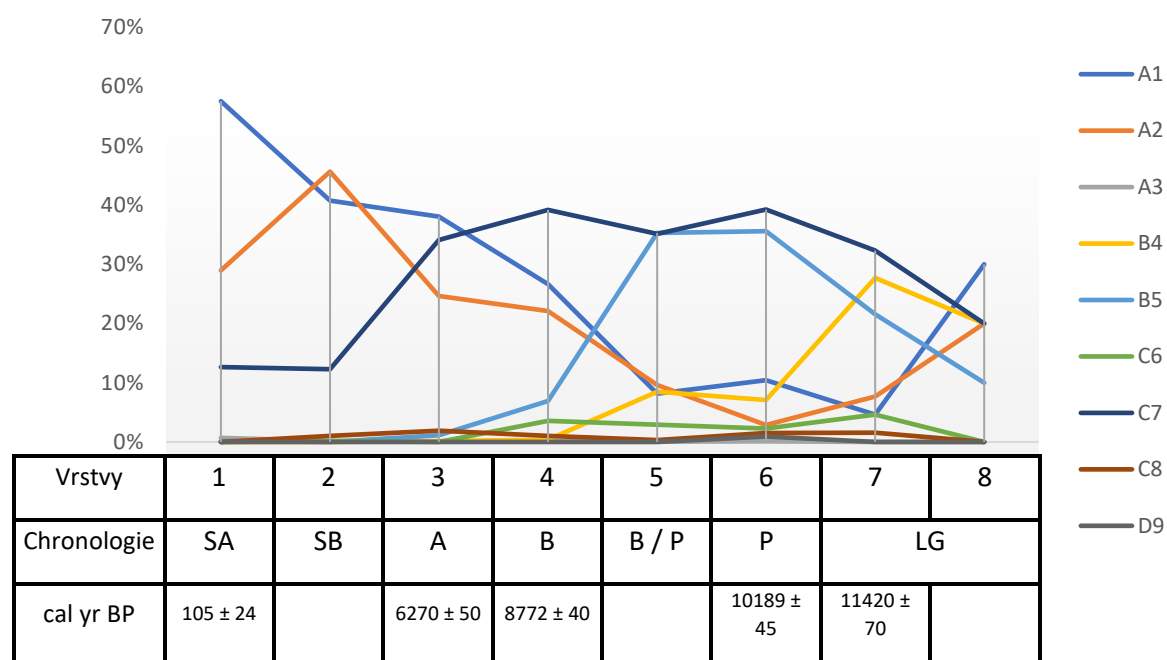
Obr. 7: U Hamru – svah; MSI – měkkýší spektrum individuů pro hlavní ekologické skupiny, A – Les, B – Bezlesí, C – Indiferentní, D – Mokřad / voda; Chronologie viz. Obr. 5

Vrstva 5 též patří do starého holocénu a druhová diverzita a abundance se výrazně neliší od vrstvy předchozí (viz. Obr. 5, 7). Objevují se nové druhy jako *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), *Arianta arbustorum* (Linné, 1758), *Discus rotundatus* (O. F. Müller, 1774) a *Vitrea crystallina* (O. F. Müller, 1774). V této vrstvě je nejvyšší abundance prakticky všech druhů otevřené krajiny. Také je to vrstva s maximální diverzitou druhů otevřené krajiny v profilu. Nejpočetnějšími druhy (50 exemplářů a více) v této vrstvě jsou *Vallonia costata*, *Clausilia dubia*, *Pupilla sterrii*, *Discus rudersatus*, *Vertigo alpestris*, *Discus rotundatus* a *Truncatellina cylindrica* (A. Férussac, 1807) (viz. Tab. 3).

Ve vrstvě 4 dochází k naprostému zvratu jak diverzity, tak i abundance (viz. Obr. 5, 7). Zatímco lesní druhy *s.l.* oproti předchozí vrstvě zvyšují své počty na jejich maximum v profilu, počet druhů indiferentních a druhů otevřené krajiny mírně klesá. Na nárůstu lesních druhů se nejvíce podílí striktně lesní ekologická skupina. Mnohem markantnější zvrat je ovšem v případě abundancí, kdy se počet exemplářů lesních druhů *s.l.* téměř ztrojnásobí oproti stavu ve vrstvě předchozí. Procentuální zastoupení lesních druhů *s.l.* se tak zvedne z téměř 18 % na téměř 49 % (viz. Obr. 7). Tento strmý nárůst lesních druhů je spojen se snižující se abundancí schránek druhů otevřené krajiny. Počet exemplářů schránek této skupiny se sníží více než 5,5krát oproti vrstvě předchozí. Jejich procentuální zastoupení ve vrstvě proto klesá z předešlých téměř 44 % na téměř 7 % (viz. Obr. 7; Příloha 1). U indiferentních druhů sice v této vrstvě přibude 122 exemplářů schránek, procentuální zastoupení to ovšem příliš nevychýlí. Nejpočetnějšími druhy (50 exemplářů a více) v této vrstvě jsou *Clausilia dubia*, *Discus rotundatus*, *Discus ruderatus*, *Petasina unidentata*, *Vallonia costata* a *Cochlicopa lubricella* (Porro, 1838). Z těchto velmi početných druhů má ve vrstvě 4 svou nejvyšší abundanci *C. dubia*, *D. ruderatus* a *C. lubricella*. Z těch méně početných zde zaznamenáváme nejvyšší abundanci druhů *Ena montana* (Draparnaud, 1801), *Vertigo pusilla*, *Aegopinella minor* (Stabile, 1864) a *Macrogastra ventricosa* (viz. Tab. 3). To je dohromady pět lesních druhů *s.l.*, jeden generalista (C7) a jeden indiferent s afinitou k suchu (C6) s vrcholem abundance právě v této vrstvě. Dále se v této vrstvě objevují nové striktně lesní druhy jako *Bulgarica cana* (Held, 1836), *Macrogastra plicatula* (Draparnaud, 1801), *Platyla polita* (Hartmann, 1840) a *Ruthenica filograna* (Rossmässler, 1836). Absolutní datování (viz. Tab. 1) i vývoj společenstev ukazují na to, že se jedná o období boreálu (viz. Kap. 4.2).

Vrstva 3 je datována do období atlantiku (viz. Tab. 1). Lesní druhy *s.l.* se zde drží na svém profilovém maximu počtu druhů. Striktně lesní druhy mají v této vrstvě svůj vrchol diverzity, což je dáno nárůstem dalších nových druhů této ekologické skupiny. Jmenovitě to jsou *Aegopinella nitens* (Michaud, 1831), *Aegopis verticillus* (Lamarck, 1822) a *Cochlodina orthostoma* (Menke, 1828). Abundance schránek lesních druhů *s.l.* se mírně zvyšuje, což je opět zásluhou zejména striktně lesní skupiny. Druhy otevřených habitatů v této vrstvě pokračují v trendu mírného poklesu diverzity spojeným s významným poklesem abundance schránek. Oproti minulé vrstvě se snížil počet jejich druhů o jeden, ovšem abundance schránek se snížila ze 113 schránek na 18 (viz. Příloha 1; Tab. 3). U indiferentní ekologické skupiny se sice počet druhů mírně zvýšil oproti minulé vrstvě, ale abundance schránek naopak mírně klesá. Nejpočetnějšími druhy (50 exemplářů a více) v této vrstvě jsou *Clausilia dubia*, *Discus rotundatus*, *Petasina unidentata*, *Causa holosericea*, *Vitrea crystallina*, *Monachoides incarnatus*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Cochlicopa lubrica* (O. F. Müller, 1774) a *Aegopinella nitens*. Řada lesních druhů má v této vrstvě maximální abundanci, jsou to *P. unidentata*, *V. crystallina*, *M. incarnatus*, *A. nitens*, *Macrogastra plicatula*, *Cochlodina laminata* a *Cochlodina orthostoma*.

Z ostatních druhů zde mají vrchol abundance pouze *C. lubrica* a *Carychium tridentatum* (Risso, 1826) (viz. Tab. 3; Obr. 9).



Obr. 8: U Hamru – svah; MSI – měkkýší spektrum individuů pro všechny nalezené ekologické skupiny, A1 – Zapojený les, A2 – Převážně les, A3 – Vlhký a lužní les, B4 – Suché otevřené habitaty, B5 – Otevřené habitaty, C6 – Vlhké habitaty, C7 – Generalisté, C8 – Suché habitaty, D9 – Mokřad; Chronologie viz. Obr. 5

Vrstva 2 není absolutně datovaná, ale leží mezi vrstvou atlantického stáří a vrstvou datovanou do recentu (viz. Tab. 1). Je tedy otázka, jak staré období zachycuje. Je to konec středního holocénu či spíše mladý holocén? Je ovšem jasné, že se jedná o období, kde striktně lesní druhy mírně klesají na diverzitě a jejich abundance schránek stagnuje, což by naznačovalo spíše rozkolísané a sušší období mladého holocénu. Přesto se lesní druhy *s.l.* stále drží na svém maximu diverzity a jejich abundance vykazuje rostoucí trend. To je dáno druhou lesní ekologickou skupinou lesních a částečně otevřených habitatů, která naopak od té striktně lesní vykazuje růst diverzity i abundance oproti předchozí vrstvě. Období, ve kterém se tato půdní vrstva vyvíjela, však nebylo nijak příznivé pro druhy otevřené krajiny. Ty se zde totiž vůbec nevyskytují. Indiferentní druhy oproti minulé vrstvě klesají mírně na diverzitě. Jejich abundance však klesá poměrně strmě z 511 na 170 exemplářů (viz. Příloha 1; Tab. 3). V této vrstvě se objevuje jediný nový druh *Alinda biplicata* (Montagu, 1803). Nejpočetnějšími druhy (50 exemplářů a více) v této vrstvě jsou *Discus rotundatus*, *Causa holosericea*, *Oxychilus depressus* a *Isognomostoma isognomostomos*. Druhy *Discus rotundatus*, *Oxychilus depressus*, *Platyla polita*, *Oxychilus cellarius* (O. F. Müller, 1774), *Aegopis verticillus*, *Ruthenica filograna* a *Cepaea hortensis* (O. F. Müller, 1774) mají v této vrstvě svá maxima abundance (viz. Tab. 3; Obr. 9).

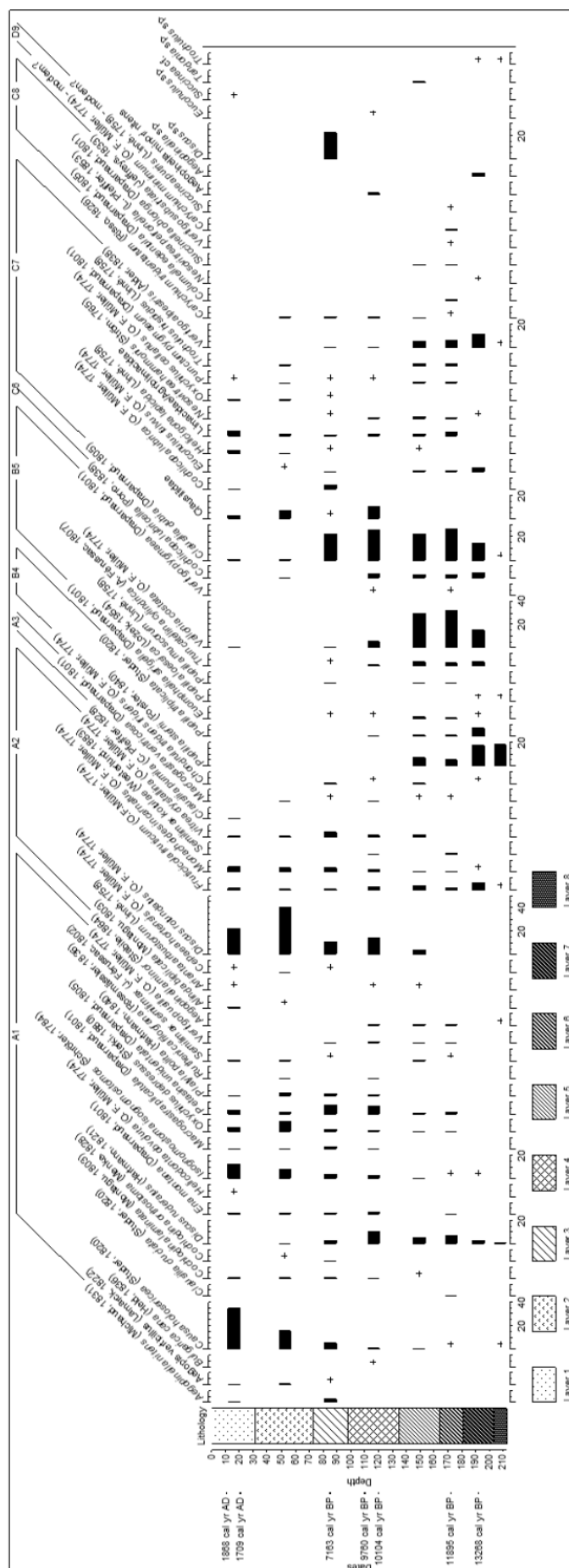
Z nejmladší vrstvy 1 je dostupné absolutní datování zasazující již do období nepříliš davné

minulosti (viz. Tab. 1). Diverzita lesních druhů *s.l.* je na profilovém maximu druhů stejně jako v předchozích třech vrstvách. Stejně jako v předchozí vrstvě se podíl na diverzitě lesní skupiny *s.l.* u striktně lesní skupiny mírně snižuje, kdežto zastoupení skupiny lesních a částečně otevřených habitatů se naopak mírně zvyšuje. Co se ovšem týče počtů nalezených schránek je tomu přesně naopak. Striktně lesní druhy rostou oproti vrstvě předchozí, zatímco druhy ze skupiny lesních a částečně otevřených habitatů klesají. Lesní skupina *s.l.* je v této vrstvě nejhojnější s více než 87 % (viz. Obr. 7). Z této dominance lesních druhů *s.l.* je patrné, že zbylé ekologické profily ustupují v tomto profilu čím dál víc do pozadí. Ekologická skupina otevřených habitatů téměř vymizela a v této vrstvě se z ní našly pouze dvě schránky patřící druhu *Vallonia costata*. Indiferentní skupina druhů snižuje svůj podíl na diverzitě i na abundanci schránek. Dva nové druhy *Helicodonta obvoluta* (O. F. Müller, 1774) a *Clausilia pumila* (C. Pfeiffer, 1828) se objevují v této vrstvě. Nejpočetnějšími druhy (50 exemplářů a více) v této vrstvě jsou *Causa holosericea*, *Discus rotundatus*, *Isognomostoma isognomostomos* a *Monachoides incarnatus*. Vrchol abundance mají v této vrstvě druhy *Causa holosericea*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Helicigona lapicida* (Linné, 1758) a *Alinda biplicata* (viz. Tab. 3).

Tab. 3: Soupis nalezeneých měkkýchých společenstev na jednotlivé vrstvy profilu U Hamru – svah, ekologické skupiny viz. Tab. 2, otazníkem jsou označeny nálezy s nejistou determinací

Ecol. group	Biostr. index	Layer /depth (in cm)							
		1	2	3	4	5	6	7	8
		1,709 AD 1,868 AD		7,163	10,104 9,760		11,895	13,268	
cal yr BP									
Mollusc species									
A	1	3		57					
A	1	3	12	1					
A	1				?				
A	1	408	194	92	10	5	1		1
A	1						3		
A	1	6	3	12	2	1			
A	1		1	11					
A	1		5	46	162	81	64	2	2
A	1	13	14	18	25		2		
A	1	1							
A	1	143	103	64	39	5	1	1	
A	1	8	8	32	11				
A	1	39	108	32	18	3	4		
A	1	41	22	132	108	7	12		
A	1	2	38	35	17				
A	1		3		2				
A	1	2	3	1		7	1		
A	1			7	17	9	3		
A	1				14	?	?		?
A	2	2	1						
A	2	1			1	1			
A	2	1	2	1					
A	2	255	505	197	230	61			
A	2	22	13	17	36	47	12	4	1
A	2	54	49	66	37	2	3	1	
A	2				2		7		
A	2	2	6	69	22	15			
A	3	8							
A	3		2	?	?				
A	3								

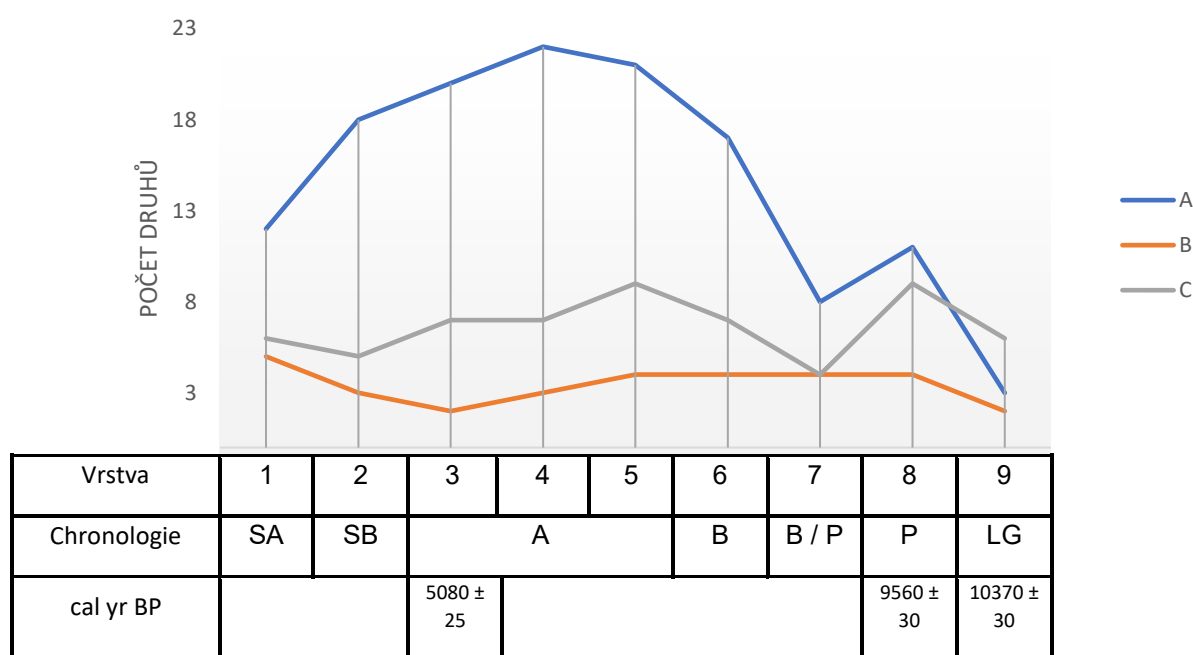
B	4	(+)	<i>Chondrula tridens tridens</i> (O. F. Müller, 1774)					2	1	4		?	1	
B	4	+	<i>Pupilla sterrii</i> (Forster, 1840)							104	50	12	12	2
B	4	(+)	<i>Pupilla triplicata</i> (Studer, 1820)						?	15	12	5	5	
B	5	(l)	<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)					1	1	22	4	?	?	
B	5	++	<i>Pupilla loessica</i> (Ložek, 1954)									?	?	?
B	5	+	<i>Pupilla muscorum</i> (Linné, 1758)					?		6	5			
B	5	(l)	<i>Truncatellina cylindrica</i> (A. Férussac, 1807)					1	12	51	20	2	2	
B	5	(+)	<i>Vallonia costata</i> (O. F. Müller, 1774)	2				12	93	431	281	10	10	
B	5	(G)	<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)						1		1			
C	6	(l)	<i>Cochlicopa lubricella</i> (Porro, 1838)			2			55	42	20	3	3	
C	7	(+)	<i>Clausilia dubia</i> (Draparnaud, 1805)	10				397	407	327	228	10	10	1
C	7		Clausiliidae	33		87		1	159					
C	7	(+)	<i>Cochlicopa lubrica</i> (O. F. Müller, 1774)	2				60						
C	7	(+)	<i>Euconulus fulvus</i> (O. F. Müller, 1774)			1		2		16	6	2	2	
C	7	l	<i>Helicigona lapicida</i> (Linné, 1758)	38		6		1		1				
C	7		Limacidae/Agriolimacidae	54		25		16	33	26	28			
C	7	(+)	<i>Nesovitrea hammonis</i> (Ström, 1765)					1	3	27	9	1	1	
C	7	M	<i>Oxychilus cellarius</i> (O. F. Müller, 1774)	9		15		1						
C	7	(+)	<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	1		3		1	1	9	4			
C	7	+	<i>Trochulus hispidus</i> (Linné, 1758)			6				24	11			
C	7	G	<i>Vertigo alpestris</i> (Alder, 1838)					4	3	78	57	8	8	1
C	8	l	<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)			13		27	16	3	1			
C	8	(l)	<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)								8			
C	8	(G)	<i>Nesovitrea petronella</i> (L. Pfeiffer, 1853)									1	1	
C	8	+	<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)							2	3			
C	8	(G)	<i>Vertigo substriata</i> (Jeffreys, 1833)								1			
D	9	G	<i>Carychium minimum</i> (O. F. Müller, 1774) - živé?								?	?	?	
D	9	(+)	<i>Succinea putris</i> (Linné, 1758) - živé?								?			
Aegopinella minor/ nitens									30					
Aegopinella sp.												2		
Discus sp.								406						
Euconulus sp.									1					
Neurčeno				605		605		585	636	176	230			
Succinea cf.				?										
Tandonia sp.										4				
Trochulus sp.												1	1	1



Obr. 9: Malakodiagram profilu U Hamru – svah, MSI histogram zobrazující procentuální zastoupení nalezenných druhů na celkovém počtu určených individuí v jednotlivých vrstvách, křížky reprezentují jednotlivé schránky

3.2 Hučnice

V tomto profilu spadá do období pozdního glaciálu pouze vrstva 9, což podporuje absolutní datování (viz. Tab. 1). I v tomto profilu nalézáme v nejstarší vrstvě některé striktně lesní druhy – *Discus ruderatus* a *Oxychilus depressus*. Tyto dva striktně lesní druhy doprovází v této vrstvě jen jediný další lesní druh *Fruticicola fruticum*, který není vázán na zapojený les. Dohromady tyto tři lesní druhy tvoří téměř 9 % abundance schránek v této vrstvě, což je nejméně ze všech tří hlavních ekologických skupin. Ekologická skupina otevřených habitatů je sice v této vrstvě zastoupena nejméně druhy, ale naopak největším počtem schránek. Tvoří zde téměř 70 % abundance, což je nejvyšší podíl, jakého v tomto profilu dosahují (viz. Obr. 10, 12). Většina (87 z 88 exemplářů) schránek této ekologické skupiny připadá na druh *Vallonia costata*, který je též vůbec nejpočetnějším druhem vrstvy 9 (viz. Tab. 4). Indiferentní ekologická skupina je v této vrstvě druhově nejbohatší. Dohromady zde má 6 druhů jejichž schránky tvoří 22 % abundance (viz. Obr. 10, 12). Druh *Succinella oblonga* (Draparnaud, 1801) se nenašel jinde než v této vrstvě a *Vertigo alpestris* zde jako jediný druh má vrchol abundance (viz. Tab. 4; Obr. 14).



Obr. 10: Hučnice – štola; MSS – druhové měkkýší spektrum pro hlavní ekologické skupiny, A – Les, B – Bezlesí, C – Indiferentní; Chronologie viz. Obr. 5

Vrstva 8 se tvořila v období starého holocénu, jak naznačuje absolutní datování z této vrstvy (viz. Tab. 1). U lesní ekologické skupiny *s.l.* zde dochází ke značnému nárůstu druhů oproti vrstvě minulé. K mírnějšímu nárůstu diverzity dochází i u druhů otevřených habitatů a druhů indiferentních (viz. Obr. 10). Počet exemplářů všech tří výše zmíněných ekologických skupin se zvyšuje. Procentuální zastoupení skupiny druhů otevřených habitatů se snižuje, zatímco u zbylých dvou skupin se zvyšuje.

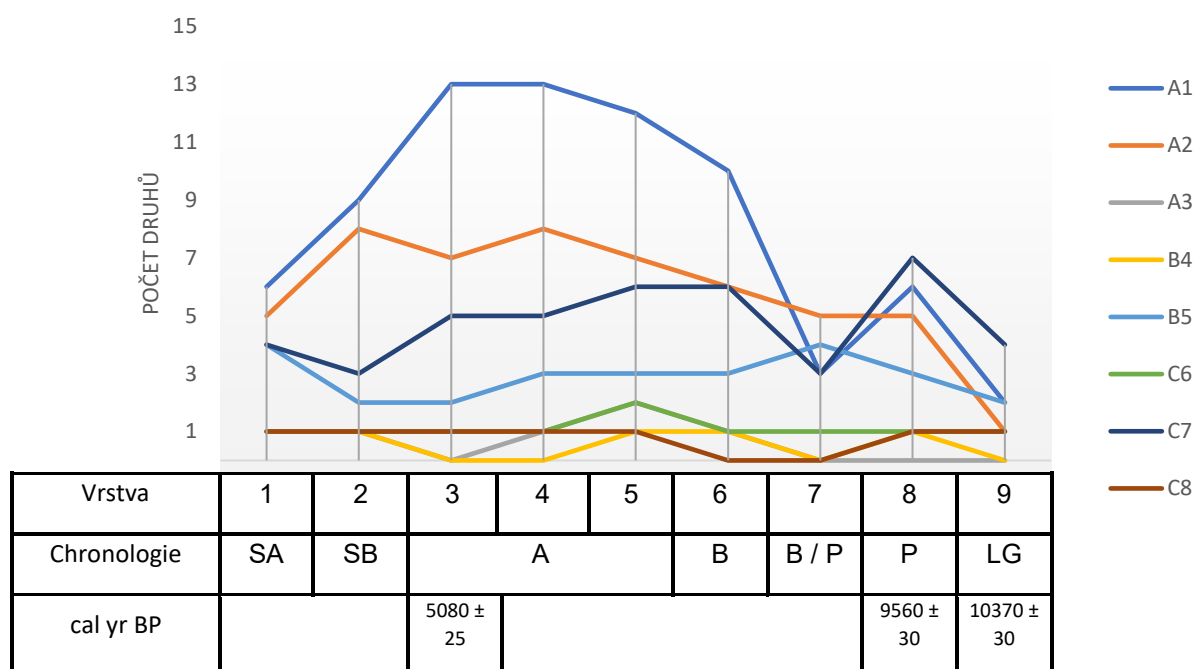
Přesto druhy otevřených habitatů počtem exemplářů dominují této vrstvě (viz. Příloha 3). Nejpočetnějšími druhy (50 exemplářů a více) jsou *Vallonia costata*, *Clausilia dubia* a *Pupilla triplicata*. Všechny tři zmíněné druhy zde mají vrcholy abundance. Další druhy, které zde mají své maximální abundance, jsou *Fruticicola fruticum*, *Vertigo pygmaea*, *Euconulus fulvus* (O. F. Müller, 1774), *Nesovitrea hammonis* (Ström, 1765) a *Chilostoma achates* (Rossmässler, 1835) (viz. Tab. 4; Obr. 14).

Další vrstva číslo 7 není absolutně datována, ale podle sukcese měkkýšů se jedná opět o vrstvu ze starého holocénu (viz. Kap. 4.2). Zatímco počty druhů lesní a indiferentní ekologické skupiny se snižují, počet druhů otevřených habitatů se nemění (viz. Obr. 10). Počty exemplářů všech tří výše zmíněných ekologických skupin se snižují oproti vrstvě minulé (viz. Příloha 3). V procentuálním zastoupení však stále dominují druhy otevřené krajiny, ačkoli se jejich poměr vůči minulé vrstvě téměř nemění. Procentuální zastoupení lesních druhů *s.l.* se jen mírně zvyšuje (viz. Obr. 12). Více jak 50-ti exempláři je zde reprezentován jediný druh *Vallonia costata* a ani jediný druh zde nemá vrchol abundance (viz. Tab. 4).

Další vrstva číslo 6 přináší informace o dramatickém zvratu ve vývoji měkkýších společenstev na této lokalitě. Díky tomu tak lze soudit že se jedná o vrstvu z přelomu starého a středního holocénu, přestože k ní nemáme absolutní datování (viz. Kap. 4.2). Z hlediska diverzity není tento zvrát tak patrný jako z hlediska abundancí (viz. Obr. 10, 12). Počtem druhů dominovaly druhy lesní *s.l.* již v předchozích vrstvách. V této vrstvě však jejich diverzita narostla oproti vrstvě minulé o 9 druhů, což je v tomto profilu největší nárůst vůbec. Drtivě se o tento nárůst zasloužily zejména druhy striktně lesní. O tři druhy narůstá diverzita indiferentních druhů a počet druhů otevřené krajiny se opět nemění (viz. Obr. 10). Počet exemplářů narůstá u druhů lesních *s.l.* i indiferentních. U druhů otevřených habitatů se naopak počet exemplářů snižuje. Toto se odráží v relativním zastoupení abundancí, kde druhy otevřené krajiny strmě upadají z téměř 53 % na téměř 18 %. Druhy lesní *s.l.* naopak vzrůstají ze zhruba 24 % na téměř 51 % (viz. Obr. 12). Žádný z druhů v této vrstvě nemá více než 50 exemplářů. Tyto tři druhy zde však mají vrcholy abundance: *Oxychilus depressus*, *Aegopinella minor* a *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801) (viz. Tab. 4; Obr. 14).

Ani vrstva 5 nemá absolutní datování, ale pravděpodobně se jedná o období středního holocénu (viz. Kap. 4.2). Počet lesních druhů *s.l.* a druhů indiferentních dále narůstá. Druhy otevřené krajiny opět setrvávají na počtu 4 druhů (viz. Obr. 10). Počty exemplářů se u lesních druhů *s.l.* a druhů indiferentních se dále zvyšují a počty exemplářů druhů otevřené krajiny se dále snižují. V procentuálním zastoupení abundancí lesní druhy *s.l.* dosahují téměř 72 %. Druhy otevřené krajiny upadají téměř na 3 %. Procentuální zastoupení abundance indiferentních druhů začíná upadat (viz. Obr. 12). Nejpočetnější druhy (50 exemplářů a více) zde jsou *Petasia unidentata*, *Discus rotundatus* a *Vitrea crystallina*. *P. unidentata*, *V. crystallina*, *Cochlicopa lubricella*, *Aegopinella nitens*,

Discus ruderatus, *Macrogastra ventricosa*, *Aegopinella pura* (Alder, 1830), *Clausilia pumila* a *Euobresia diaphana* (Draparnaud, 1805) zde mají vrcholy abundance (viz. Tab. 4; Obr. 14).

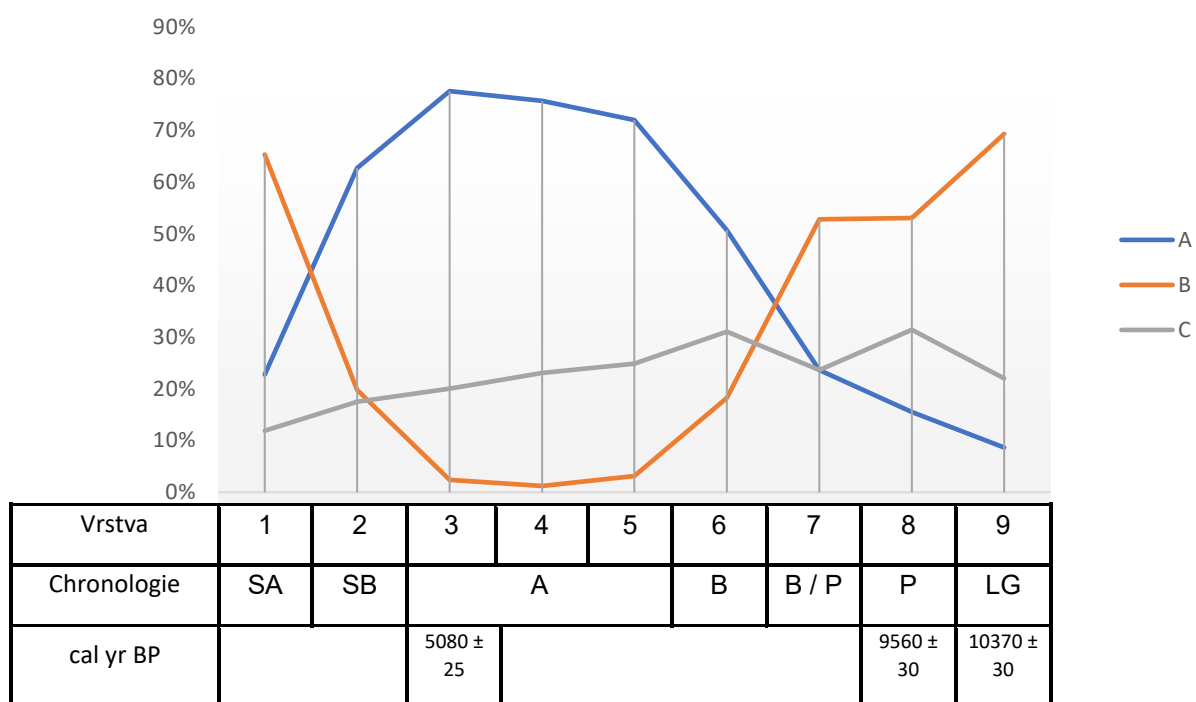


Obr. 11: Hučnice – štola; MSS – druhové měkkýší spektrum pro všechny nalezené ekologické skupiny, A1 – Zapojený les, A2 – Převážně les, A3 – Vlhký a lužní les, B4 – Suché otevřené habitaty, B5 – Otevřené habitaty, C6 – Vlhké habitaty, C7 – Generalisté, C8 – Suché habitaty; Chronologie viz. Obr. 5

Vrstva 4 také není absolutně datována, ale nepochybně jde o období klimatického optima (viz. Kap. 4.2). Lesní druhy *s.l.* zde dosahují maximální diversity (22 druhů) v tomto profilu. To platí i pro striktně lesní ekologickou skupinu, jež je zde zastoupena 13 druhy. Počet druhů otevřené krajiny a druhů indiferentních se naopak mírně snižuje (viz. Obr. 10). Počty schránek všech tří výše zmíněných ekologických skupin se snižují (viz. Příloha 3). V procentuálním zastoupení však dochází k mírnému nárůstu podílu schránek lesních druhů *s.l.* na celkovém počtu zde určených schránek. Stejně tak jako u diversity, i u abundance zbylé dvě hlavní ekologické skupiny mírně snižují své relativní zastoupení. Jen něco málo přes 1 % ze všech určených schránek v této vrstvě reprezentuje druhy preferující otevřené habitaty, což je nejmenší podíl v celém profilu (viz. Obr. 12). Nejpočetnější druhy (50 exemplářů a více) této vrstvy jsou *Discus rotundatus*, *Isognomostoma isognomostomos* a *Petasina unidentata*. Druhy, které zde mají vrcholy abundance, jsou kromě jednoho výlučně lesní druhy *s.l.* Jmenovitě to jsou *I. isognomostomos*, *Platyla polita*, *Macrogastra plicatula*, *Clausilia cruciata*, *Ruthenica filigrana*, *Cepaea hortensis*, *Monachoides incarnatus* a *Cochlicopa lubrica* (viz. Tab. 4; Obr. 14).

Vrstva číslo 3 je absolutně datována do období klimatického optima (viz. Tab. 1). Striktně lesní druhy zůstávají v této vrstvě opět na počtu 13 druhů, což je jejich maximum v tomto profilu. Druhová diverzita ostatních lesních skupin ale klesá. Ekologická skupina otevřené krajiny je v této vrstvě

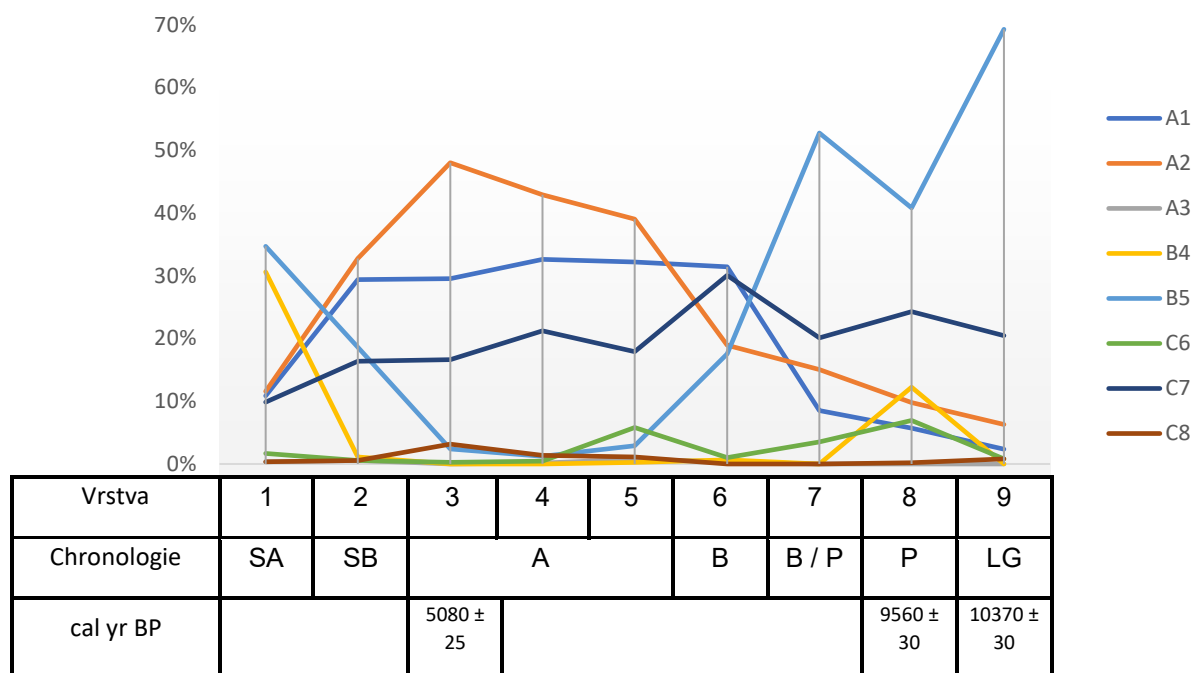
reprezentována pouze dvěma druhy *Euomphalia strigella* a *Truncatellina cylindrica*. Indiferentní ekologická skupina setrvává na počtu 7 druhů, stejně jako ve vrstvě předchozí (viz. Obr. 10). V relativním zastoupení abundancí schránek dosahuje v této vrstvě lesní skupina *s.l.* téměř 78 %, což je maximum v tomto profilu. Nárůst podílu schránek lesních druhů se děje zejména na úkor indiferentní ekologické skupiny, která pokračuje v mírném snižujícím se trendu. Abundance ekologické skupiny otevřených habitatů mírně roste (viz. Obr. 12). Pouze *Discus rotundatus* v této vrstvě přesahuje hranici 50 exemplářů. Druhy *Causa holosericea*, *Vertigo pusilla*, *Semilimax semilimax* a *Carychium tridentatum* zde mají maximální abundance (viz. Tab. 4; Obr. 14).



Obr. 12: Hučnice – štola; MSI – měkkýší spektrum individuů pro hlavní ekologické skupiny, A – Les, B – Bezlesí, C – Indiferentní; Chronologie viz. Obr. 5

Vrstva 2 není absolutně datována. Je otázkou, jak staré tyto nejmladší vrstvy jsou. Spadají ještě do středního holocénu nebo již do mladého holocénu? Soudě podle měkkýší sukcese bych usuzoval na mladý holocén (viz. Kap. 4.2), neb v této vrstvě poměrně strmě klesá počet striktně lesních druhů z 13 na 9. Zbylé dvě lesní skupiny mírně zvyšují počet druhů, takže celková diverzita hlavní lesní ekologické skupiny *s.l.* je mírně klesající (viz. Obr. 10, 11). V této vrstvě tedy pokračuje trend snižující se diverzity lesních druhů, který započal ve vrstvě předchozí. Tento trend je doprovázen mírným nárůstem počtu druhů otevřené krajiny. Indiferentní druhy mírně klesají na diverzitě (viz. Obr. 10). Prakticky to samé se děje i v relativním zastoupení abundancí schránek. Poměr lesních druhů *s.l.* se snížil na zhruba 63 % a naopak poměr druhů otevřené krajiny se zvýšil na téměř 20 %. Indiferentní druhy dále snižují své zastoupení mezi určenými exempláři (viz. Obr. 12). V této vrstvě již ani jeden druh nedosahuje svou

početností nad 50 exemplářů. Vrcholy abundance zde mají pouze dva druhy *Alinda biplicata* a *Ena Montana* (viz. Tab. 4; Obr. 14).



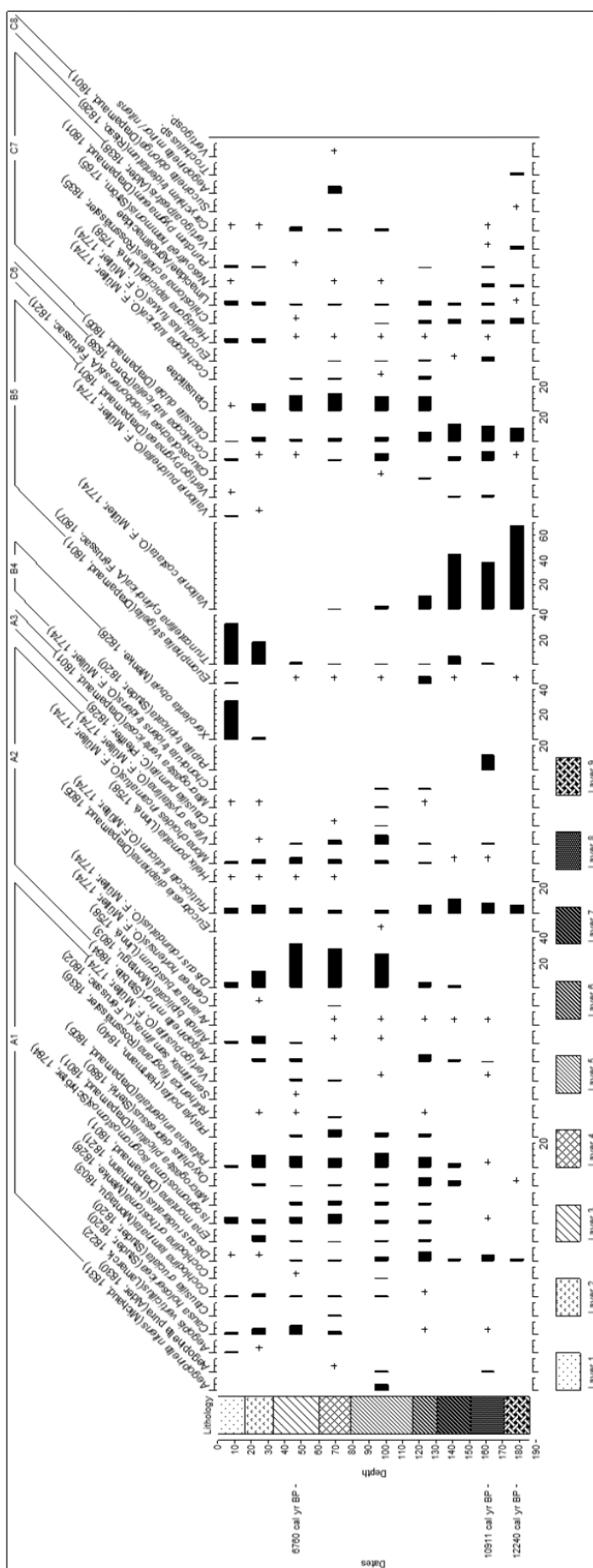
Obr. 13: Hučnice – štola; MSI – měkkýší spektrum individuů pro všechny nalezené ekologické skupiny, A1 – Zapojený les, A2 – Převážně les, A3 – Vlhký a lužní les, B4 – Suché otevřené habitaty, B5 – Otevřené habitaty, C6 – Vlhké habitaty, C7 – Generalisté, C8 – Suché habitaty; Chronologie viz. Obr. 5

Nejmłodší vrstva číslo 1 taktéž není datována. Zde dochází k druhé dramatické změně prostředí v tomto profilu (viz. Kap. 4.2). Lesní druhy *s.l.*, které doposud profilu dominovaly, značně poklesly v diverzitě i abundanci. Oproti minulé vrstvě klesl počet druhů této skupiny o 6. V počtu exemplářů schránek lesních druhů *s.l.* došlo k poklesu relativního zastoupení o přibližně 40 %. Na straně jedné tedy dochází k vyznívání lesních druhů *s.l.* a na straně druhé nastává rozvoj druhů otevřené krajiny. Druhy indiferentní naopak nejeví znaky nějakých velkých výkyvů. Ekologická skupina otevřených habitatů v této vrstvě dosahuje maximálního počtu druhů v profilu a jejich schránky představují více než 65 % určených schránek této vrstvy (viz. Obr. 10, 12). Oba dva nejpočetnější druhy (50 exemplářů a více) *Truncatellina cylindrica* a *Xerolenta obvia* (Menke, 1828) patří právě do této skupiny. Vrcholy počtu nalezených schránek právě v této vrstvě mají *T. cylindrica*, *X. obvia*, *Helicigona lapicida*, *Aegopis verticillus* a *Vallonia pulchella* (O. F. Müller, 1774) (viz. Tab. 4; Obr. 14).

Tab. 4: Soubor nalezenných měkkýšů společenstev na jednotlivé vrstvy profilu Hučnice – štola, ekologické skupiny viz. Tab. 2, otazníkem jsou označeny nálezy s nejistou determinací

Ecol. group	Biostr. index	Layer /depth (in cm)									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
		6,760									
cal yr BP		6,760									
Mollusc species		0–16	16–33	33–60	60–79	79–116	116–131	131–151	151–171	171–186	
A	1	I				?					
A	1	I			1	3			2		
A	1	II									
A	1	I	3	1							
A	1	I	6	9	28	17	1		?		
A	1	I									
A	1	I	3	5	5	2					
A	1	I				9	1				
A	1	I			1						
A	1	(G)	?	?	3	3	20	2	22		
A	1	I			3	2	6				
A	1	I	14	6	19	54	8		1		
A	1	I			7	24	5				
A	1	I		3	2	6	21	9			
A	1	I	5	17	33	50	24	6	1		
A	1	I			5	37	6				
A	1	I		1	1	5	1				
A	1	0			1						
A	1	(I)			4	2			1		
A	2	I		5	10		18	3	3		
A	2	I	4	10	2	?					
A	2	(+)				1	1	1	1		
A	2	I		1		2					
A	2	I	13	23	132	216	12	3			
A	2	(G)									
A	2	(I)	12	11	14	14	18	22	37	8	
A	2	I	1	?	1	1					
A	2	I	4	6	18	19	3	1	1		
A	2	(+)		1	5	25	4		6		
A	3	(G)				1					
A	3	I	1	?		4	?				

	B	4	(+)	<i>Chondrula tridens tridens</i> (O. F. Müller, 1774)			2	2	60
B	4	(+)		<i>Pupilla triplicata</i> (Studer, 1820)			2	2	
B	4	M		<i>Xerolenta obvia</i> (Menke, 1828)	90	2			
B	5	(l)		<i>Eumphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	2	1	1	17	1
B	5	(l)		<i>Truncatellina cylindrica</i> (A. Féussac, 1807)	96	32	8	2	4
B	5	(+)		<i>Vallonia costata</i> (O. F. Müller, 1774)				33	88
B	5	G		<i>Vallonia pulchella</i> (O. F. Müller, 1774)	3	1	3	20	187
B	5	(G)		<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	1				
C	6	ll		<i>Cepaea vindobonensis</i> (A. Féussac, 1821)			1	3	2
C	6	(l)		<i>Cochlicopa lubricella</i> (Porro, 1838)	5	1	1	45	34
C	7	(+)		<i>Clausilia dubia</i> Draparnaud, 1805	2	6	8	30	23
C	7			Clausiliidae	1	10	46	93	34
C	7	(+)		<i>Cochlicopa lubrica</i> (O. F. Müller, 1774)			3	1	8
C	7	(+)		<i>Euconulus fulvus</i> (O. F. Müller, 1774)			2	2	3
C	7	!		<i>Helicigona lapicida</i> (Linné, 1758)	9	6	1	1	?
C	7	!		<i>Chilostoma achates</i> (Rossmässler, 1835)			1	8	8
C	7			Limacidae/Agnolinimacidae	10	5	3	8	10
C	7	(+)		<i>Nesovitreha hammonis</i> (Ström, 1765)	1			1	1
C	7	(+)		<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	6	2	1	2	13
C	7	G		<i>Vertigo alpestris</i> Alder, 1838					6
C	8	!		<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)	1	1	12	9	1
C	8	+		<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)					
				Aegopinella minor/ nitens					1
				Neurčeno	101	58	169	390	72
				Trochulus sp.					17
				Vertigo sp.					2



Obr. 14: Malakodigam profilu Hučnice – štola, MSI histogram zobrazující procentuální zastoupení nalezených druhů na celkovém počtu určených individuů v jednotlivých vrstvách, křížky reprezentují jednotlivé schránky

4 Diskuze

4.1 Fosilní záznam vs. recentní malakofauna

Současná měkkýší fauna Blanského lesa byla v období od roku 1994 do roku 2013 předmětem intenzivního terénního výzkumu V. Ložka. Výsledky tohoto studia nebyly doposud publikovány. Pokud zde budu psát o recentním druhovém složení malakofauny Blanského lesa a nebude uvedeno jinak, činím tak na základě dat a komentářů, které mi autor poskytl (V. Ložek pers. com. V. Ložek; unpubl.). Díky tomuto studiu recentní malakofauny máme celkem detailní představu o výskytu jednotlivých druhů na tomto území. To umožňuje porovnat fosilní záznam, který přináší tato práce, se současným druhovým složením území. Zajímavé je, že pokud dáme stranou druhy vodní (profily nejsou u vody) a nahé plže, je v profilech U Hamru – svah a Hučnice – štola zachycena převážná část současné malakofauny celého Blanského lesa. Tato studie recentních měkkýšů byla založena zejména na odebírání hrabankových vzorků a nebyla tedy zacílena na vodní druhy. Řada vodních druhů (celkem 23) se však ve vzorcích z mokřadů, niv a náplavů objevuje. Ve fosilním záznamu se žádný vodní druh nevyskytuje. Tedy díky jejich absenci ve fosilním záznamu a faktu, že byly v recentním výzkumu zachyceny jako vedlejší produkt terestrického průzkumu, nemá význam porovnávat jejich mladokvartérní vývoj s recentní skutečností. Stejně tak nemá význam dále se zabývat nahými plži (9 druhů v recentu), kteří se sice ve fosilním záznamu vyskytují téměř v každé vrstvě, ale jejich determinace do druhu není možná. Zástupci čeledi Arionidae se pak nezachovávají vůbec (Ložek, 1964). Ze zbylých 72 druhů zjištěných v Blanském lese se pouze 19 druhů nenalezlo ve fosilním záznamu. Naopak 9 druhů z fosilního záznamu se dnes v Blanském lese nevyskytuje (viz. Tab. 5). Blanský les byl v tomto průzkumu recentní malakofauny rozdělen na sedm krajinných celků. Jedním z nich je pásmo vápenců, kde leží profily U Hamru – svah a Hučnice – štola. To umožňuje porovnání fosilního záznamu nejen s celým Blanským lesem, ale i s bezprostředním okolím. V pásmu vápenců byla v recentu nalezena většina druhů žijících v Blanském lese. Ze 72 zde nebylo nalezeno pouze 11 druhů. Z 61 druhů zde žijících nebylo ve fosilním záznamu nalezeno 13 druhů a naopak 14 bylo nalezeno pouze ve fosilním záznamu (viz. Tab. 5).

Tab. 5: Porovnání recentní a fosilní malakofauny. Levé sloupce zahrnují druhy vyskytující se na lokalitě v současnosti, ale absentujících ve fosilním záznamu. V pravých sloupcích najdeme seznam druhů absentujících v současnosti, ale vyskytujících se ve fosilním záznamu.

Celý Blanský les		Pásmo vápenců	
Pouze recentní	Pouze fosilní	Pouze recentní	Pouze fosilní
<i>Columella aspera</i>	<i>Chilostoma achates</i>	<i>Daudebardia rufa</i>	<i>Chilostoma achates</i>
<i>Lucilla scintilla</i>	<i>Caucasotachea vindobonensis</i>	<i>Euconulus praticola</i>	<i>Carychium minimum</i>
<i>Daudebardia brevipes</i>	<i>Helicodonta obvoluta</i>	<i>Vertigo angustior</i>	<i>Caucasotachea vindobonensis</i>
<i>Daudebardia rufa</i>	<i>Cochlodina orthostoma</i>	<i>Vertigo antivertigo</i>	<i>Helicodonta obvoluta</i>
<i>Euconulus praticola</i>	<i>Ruthenica filograna</i>	<i>Zonitoides nitidus</i>	<i>Cochlodina orthostoma</i>
<i>Vertigo angustior</i>	<i>Nesovitrea petronella</i>	<i>Discus perspectivus</i>	<i>Ruthenica filograna</i>
<i>Vertigo antivertigo</i>	<i>Pupilla loessica</i>	<i>Merdigera obscura</i>	<i>Bulgarica cana</i>
<i>Zonitoides nitidus</i>	<i>Pupilla sterrii</i>	<i>Vitrea contracta</i>	<i>Causa holosericea</i>
<i>Balea perversa</i>	<i>Pupilla triplicata</i>	<i>Acanthinula aculeata</i>	<i>Macrogastra ventricosa</i>
<i>Discus perspectivus</i>		<i>Ceciloides acicula</i>	<i>Semilimax kotulae</i>
<i>Merdigera obscura</i>		<i>Urticicola umbrosus</i>	<i>Nesovitera petronella</i>
<i>Vitrea contracta</i>		<i>Vallonia excentrica</i>	<i>Pupilla loessica</i>
<i>Acanthinula aculeata</i>		<i>Vitrina pelucida</i>	<i>Pupilla sterrii</i>
<i>Ceciloides acicula</i>			<i>Pupilla triplicata</i>
<i>Macrogastra tumida</i>			
<i>Urticicola umbrosus</i>			
<i>Vallonia excentrica</i>			
<i>Vitrea subrimata</i>			
<i>Vitrina pelucida</i>			
Legenda:	Druhy vázané na Vltavu	Alpský prvek	Pouze klimatické optimum
Hojné druhy	Nepravděpodobná fosilizace	Glaciální a staroholocenní prvky	Neočekávané
Vzácné druhy	Mokřadní druhy	Vlhkomilný druh – kontaminace?	Lesní druhy přítomné v Blanském lese

4.1.1 Druhy pouze recentní

Druhy, které známe z Blanského lesa pouze ze současnosti a které zcela chybí ve fosilním záznamu, mohou být při bližším prozkoumání rozděleny do menších podskupin na základě společných vlastností, které mohou vysvětlit jejich nepřítomnost v profilu (viz. Tab. 5).

4.1.1.1 Druhy, jejichž fosilizace není příliš pravděpodobná

Ekologické nároky těchto druhů výrazně omezují možnosti jejich fosilizace. První druh *Columella aspera* (Waldén, 1966) žije na vysloveně kyselých stanovištích, kde se ani schránky z čerstvě uhynulých jedinců nezachovávají příliš dlouho (Říhová et al., 2018). Je tedy nepravděpodobné, že se schránky tohoto druhu dostanou na místo s vhodnými fosilizačními podmínkami. Občas se to ale stává např. díky splachování vodou (Kerney et al., 1980; Preece et al., 1986). Druhým druhem, jenž se do profilu nedostal kvůli prostředí, na které je vázaný, je *Lucilla scintilla* (R. T. Lowe, 1852). Tento půdní druh se na území České republiky dostal v nedávné minulosti ze Severní Ameriky, kde se přirozeně vyskytuje (Horsák et al., 2013). Je tedy silně nepravděpodobné, že by se tento druh do kvartérních profilů ve Střední Evropě dostal jinak než jako recentní kontaminace. Oba dva druhy se nevyskytují v pásmu vápenců a jejich nálezy v Blanském jsou extrémně vzácné a sporné. *C. aspera* byla nalezena v Blanském lese na jediné lokalitě, avšak všechny nalezené schránky jsou juvenilní. Nelze tedy s určitostí potvrdit výskyt tohoto druhu. Nález druhu *L. scintilla* v Blanském lese se omezuje na jedinou ulitu pocházející z náplavu Vltavy. Zda se schránka do vodního toku dostala na území Blanského lesa, nebo mimo toto území, nelze říci.

4.1.1.2 Mokřadní druhy

Tato skupina je podobná té předchozí, neboť se týká druhů, které jsou vázány na mokřady (Horsák et al., 2013). V místech, kde leží půdní profily, se mokřad nenachází a očividně se ani nenacházel v nejmladším kvartéru. Zajímavé ale je, že se tyto druhy vyskytují v pásmu vápenců, tedy v blízkém okolí profilů. Ukazuje se tedy, že profily zahrnují opravdu pouze místní faunu, jak už bylo mnohokrát v literatuře zdůrazňováno (Ložek, 1964; Juříčková et al., 2014b). Všechny tyto druhy jsou relativně vzácné v Blanském lese.

4.1.1.3 Druhy vázané na okolí Vltavy

Druhy vázané na údolí Vltavy jsou *Daudebardia rufa* (Draparnaud, 1805) a *Daudebardia brevipes* (Draparnaud, 1805). *D. brevipes* patří v Blanském lese mezi vzácně se vyskytující druhy. Nachází se pouze na několika místech v údolí Vltavy. *D. rufa* je hojnějším druhem. Taktéž se váže zejména na údolí Vltavy, zasahuje ovšem i do přilehlého okolí. Dokonce byla nalezena i v pásmu vápenců. Je možné, že se areály těchto druhů v minulosti nerozšířily natolik, aby se dostaly až na lokality profilů. Další možné

vysvětlení, které může platit i pro jiné druhy s podobnou konstitucí schránky, spočívá v nevhodných fosilizačních podmínkách pro tak křehké a málo zvápenaté schránky.

4.1.1.4 Vzácné druhy

Již v předchozích skupinách byly vzácné druhy pro Blanský les. I u nich může krom výše zmíněných okolností vzácnost snižovat pravděpodobnost, že se dostanou do fosilního záznamu. Zajímavé je, že kromě druhu *Balea perversa* (Linné, 1758) se všechny tyto vzácné druhy vyskytují v pásnu vápenců. *B. perversa* má jeden sporný nález na hradě Kuklově. *Discus perspectivus* (M. von Mühlfeld, 1816) je jihovýchodní prvek se severozápadní hranicí areálu v Čechách, kde se roztroušeně vyskytuje (Welter-Schultes, 2012; Horsák et al., 2013). V Blanském lese se vzácně vyskytuje na několika lokalitách. *Merdigera obscura* (O. F. Müller, 1774) má v Blanském lese jediný nález, a to právě v pásnu vápenců. Zde je tedy extrémně vzácným druhem. *Vitrea contracta* (Westerlund, 1871) je v Blanském lese nejvzácnějším zástupcem rodu *Vitrea*, vyskytující se jen na několika lokalitách.

4.1.1.5 Hojné druhy

Zbývající skupina sedmi druhů je v Blanském lese relativně hojná. Některé z těchto druhů mohou být velmi novodobými přistěhovalci v Blanském lese, což by mohlo vysvětlovat proč nebyly zachyceny ve fosilním záznamu. *Urticola umbrosus* (C. Pfeiffer, 1828) je nejspíš takovýmto druhem, který teprve nedávno osídlil toto území. V současnosti je to jeden z nejběžnějších druhů v Blanském lese. Podobný vývoj tohoto druhu je zaznamenán i na jiných místech v ČR. Například v půdních profilech u řeky Ohře je tento druh v současnosti velmi běžný, ale ve fosilním záznamu chybí (Juříčková et al., 2013a). *Cecilioides acicula* (O. F. Müller, 1774) je dalším takovýmto novodobým přistěhovalcem. Tento půdní druh není tak hojný z hlediska celého Blanského lesa, ale v pásnu vápenců, na jejichž vápnité půdy je vázán (Horsák et al., 2013), je běžný. *Macrogastera tumida* (Rossmässler, 1836) je jedním z karpatských prvků, u kterých se předpokládá, že se nijak významně nepodílely na postglaciální rekolonizaci území ČR a SR (Horsák et al., 2013; Juříčková et al., 2014b). Pravděpodobně tedy tento druh kolonizoval toto území velmi nedávno. U jiných druhů jako například *Acanthinula aculeata* (O. F. Müller, 1774) není jasné, proč se ve fosilním záznamu neobjevují. *A. aculeata* se totiž na našem území v půdních profilech od boreálu vyskytuje poměrně běžně (Menšík, 2016; Horáčková et al., unpubl.).

4.1.2 Druhy pouze fosilní

Některé druhy se zachovaly pouze ve fosilním záznamu a dnes se již v Blanském lese / pásnu vápenců nevyskytují. Tyto druhy mohou být rozděleny do několika podskupin na základě určitých podobností.

4.1.2.1 Glaciální a staroholocenní prvky

První skupinou druhů vyskytujících se v Blanském lese pouze ve fosilním záznamu jsou glaciální prvky (např. Ložek, 1964), které po konci glaciálu vyznívají. Mezi tyto patří *Pupilla loessica*, charakteristický druh sprašové stepi, který v celé Evropě vyhynul a dnes přežívá ve stepích vnitřní Asie (Meng and Hoffmann, 2009). Další glaciální prvky, které v Blanském lese vymizely jsou *Pupilla sterri* a *Pupilla triplicata*. Oba tyto glaciální relikty jsou na území ČR v současnosti vzácné (Horsák et al., 2013). *P. triplicata* se v Blanském lese nevyskytuje, ale nedaleko profilů pod zdí hradu Český Krumlov žije jedna její populace. Další skupina druhů, které se v Blanském lese nezachovaly, jsou staroholocenní prvky (např. Ložek, 1964). Do této skupiny patří jediný druh *Nesovitrea petronella*. V Čechách se v současnosti tento druh hojněji vyskytuje v příhraničních horských oblastech jako např. Šumava (Horsák et al., 2013). Další staroholocenní druhy *Vertigo alpestris* a *Vertigo substriata* sice ve fosilním záznamu postupně vymizí, ale v současnosti se v Blanském lese vyskytují, vzácně i v pásnu vápenců.

4.1.2.2 Druhy klimatického optima

Cochlodina orthostoma a *Ruthenica filograna* jsou striktně lesní druhy, jenž se ve fosilním záznamu objevují pouze v období klimatického optima. Tyto dva druhy se v současnosti vyskytují příležitostně na celém území ČR ve vápencových oblastech (Horsák et al., 2013). Pravděpodobně se tyto dva druhy rozšířily na toto území v období nejpříznivějších podmínek a po jejich opadnutí zde lokálně vyhynuly.

4.1.2.3 Alpské prvky

Chilostoma achates je alpský druh, který se v současnosti v ČR nevyskytuje (Kerney et al., 1983; Welter-Schultes, 2012). V minulosti tomu tak vždy nebylo, jak ukazuje fosilní záznam z Blanského lesa. Doklady o oscilaci severní hranice tohoto druhu během pozdního glaciálu a holocénu jsou velmi vzácné. Kromě dokladů z této jihočeské lokality známe dvě další lokality z jihu Moravy. *Ch. achates* se na jižní Moravě a v jižních Čechách objevuje již v pozdním glaciálu a přetrvává zde až do epiatlantiku (Horáčková et al., unpubl.). Podobnou oscilaci má i druh *Aegopis verticillus*, který se v současnosti na území ČR stále vyskytuje (Horsák et al., 2013). *A. verticillus* byl nalezen na širší škále profilů než předchozí *Ch. achates*. Krom jihočeských profilů, o kterých pojednává tato práce, byl *A. verticillus* nalezen na sedmi jihomoravských lokalitách. Jak na jihu Čech, tak na jihu Moravy se tento druh objevuje již v období atlantiku (Menšík, 2016; Horáčková et al., unpubl.).

4.1.2.4 Neočekávané nálezy

Velmi zajímavé jsou nálezy dvou druhů *Helicodonta obvoluta* a *Caucasotachea vindobonensis*, které v současnosti neznáme z širokého okolí. *H. obvoluta* byla nalezena v profilu U Hamru – svah v nejmladší vrstvě, reprezentována jediným nezaměnitelným fragmentem obústí. Pokud se nejedná

o kontaminaci, jde nejspíš o izolovaný výsadek. Tento druh se na vhodných lokalitách vyskytuje víceméně na celém území ČR, zde ovšem zaznamenán nikdy nebyl (pers. com. V. Ložek, L. Juříčková). Druhý překvapivý nález je *C. vindobonensis*, kterou z jižních Čech ze současnosti neznáme (Kerney et al., 1983; Welter-Schultes, 2012). Po bližším prozkoumání ovšem nalezneme několik historických lokalit, kde se údajně tento druh vyskytoval. Nejblíže kvartérním profilům je to lokalita Zlatá koruna nedaleko Českého Krumlova, dále je to Helfenburg u Bavorova a Počáply pod Příbramí (Uličný, 1892). Tento druh se tedy ještě nedávno sporadicky vyskytoval v jižních Čechách a podle fosilního záznamu zde byl ostrůvek výskytu již na přelomu starého a středního holocénu.

4.1.2.5 Druhy nepřítomné v pásnu vápenců

Poslední skupina druhů se v Blanském lese vyskytuje v současnosti a vyskytovala se zde i v minulosti, což dokládá fosilní záznam. Tyto druhy však dnes chybí v oblasti, kde kvartérní profily leží (viz. Tab. 5). V drtivé většině to jsou druhy lesní. Jediný druh s jinou ekologií je *Carychium minimum*, což je vlhkomilný druh, jehož fosilní nález je diskutabilní. Zajímavé je, že druh *Succinella putris* s podobnou ekologií a též sporným fosilním dokladem se v pásnu vápenců vyskytuje na řadě lokalit. Ostatní čtyři lesní druhy, které nyní v pásnu vápenců nenalezneme, jsou v rámci Blanského lesa extrémně vzácné (*Bugarica cana* a *Semilimax kotulae*), řídce se vyskytující (*Macrogastera ventricosa*) nebo poměrně hojně (*Causa holosericea*). *B. cana* se v Blanském lese vyskytuje na dvou lokalitách. Její fosilní nález není prokazatelný, ale zdá se, že se objevuje v období klimatického optima. Tento druh je obecně reliktem klimatického optima, kdy byl mnohem rozšířenější než dnes (např. Ložek, 1964). *S. kotulae* se vyskytuje pouze v nevyšších polohách Kleti. Ve fosilním záznamu ho nalézáme ve starém holocénu a až po hranici středního holocénu. V současnosti tento druh žije v chladných a vlhkých horských lesích nebo v nížinných místech s inverzí (Horsák et al., 2013). Ve starém holocénu pro něj bylo klima v pásnu vápenců vhodnější. Další druh *M. ventricosa* je druh vlhkých lesů. Ve fosilním záznamu se vyskytuje ve velmi nízkých abundancích od starého holocénu do nejmladších vrstev. Poslední druh *C. holosericea* se vyskytuje v Blanském lese na prakticky všech krajinných celcích kromě pásma vápenců. Ve fosilním záznamu zejména v profilu U Hamru – svah tento druh směrem k současnosti zvyšuje svou abundanci, což vyvrcholí v nejmladší vrstvě, kde tento druh dominuje počtem schránek. Tato vrstva je datována do 18. až 19. století (viz. Tab. 1), což naznačuje velmi recentní lokální extinkci tohoto druhu. Tento druh je velmi citlivý na antropický vliv a pásmo vápenců leží velmi blízko současného hustšího lidského osídlení, což by mohlo být důvodem této extinkce.

4.2 Hlavní trendy sukcese

Na první pohled je druhové složení měkkýších fosilií nalezených v profilech U Hamru – svah a Hučnice – štola extrémně posunutá ve prospěch lesních druhů. V obou profilech celkový počet lesních druhů

s.l. tvoří více než polovinu všech druhů, což je ovšem i obecným trendem recentní fauny střední Evropy (Kerney et al., 1983; Horsák et al., 2013). Oproti tomu celková diverzita druhů otevřené krajiny je poměrně nízká. Z celkového počtu druhů tvoří v obou profilech pouze něco přes 16 %. I ve vrstvách, kde na počet exemplářů tato skupina dominuje, je její druhová diverzita nízká. V holocenních sedimentech jsou ve střední Evropě lesní druhy *s.l.* mnohem diverzifikovanější, což ukazuje i studie 91 takovýchto profilů. Zde bylo dohromady nalezeno 65 lesních druhů *s.l.* a pouze 32 druhů otevřené krajiny (Juříčková et al., 2014a).

Oba dva profily se tvořily v přibližně stejném období a mají společné základní trendy ve vývoji (viz. Tab. 1; Kap. 3). V nejstarších vrstvách pozdního glaciálu a starého holocénu počtem exemplářů dominují druhy otevřené krajiny, není zde tendence ani zvyšování či snižování relativního zastoupení této skupiny. Jejich procentuální zastoupení se drží okolo 50 %. Lesní druhy *s.l.* v nejstarších vrstvách jsou počtem schránek nejméně zastoupenou ekologickou skupinou ze všech tří hlavních přítomných ekologických skupin. Trendem u této skupiny je mírné narůstání podílu na celkovém počtu určených schránek. V profilu U Hamru – svah je v nejstarší vrstvě odchylka od výše popsaného trendu, kde lesní druhy tvoří 50 % všech určených schránek. Tato odchylka je pravděpodobně dána celkově velmi nízkým počtem měkkýších schránek z půdního vzorku této vrstvy. Dohromady bylo získáno pouze 10 určitelných exemplářů schránek. Při tak malém počtu exemplářů, kdy jedna schránka představuje zhruba 10 % je poměrné zastoupení velmi zavádějící. Pro porovnání ve vrstvě 4, kde bylo nejvíce určitelných schránek, jeden exemplář tvoří 0,065 %. Tak nízký vzorek exemplářů, jako dotyčná vrstva 8, nemá žádná jiná vrstva v obou profilech. Jiný případ je 8. vrstva z profilu Hučnice – štola, kde je opačný problém. Materiál získaný z této vrstvy je na schránky mnohem bohatší než ten získaný z vrstev přilehlých. Jelikož ani jedna vrstva z tohoto souvrství není extrémně chudá na schránky, tak poměrné zastoupení není významně ovlivněno. Druhové zastoupení ovšem ovlivněné vypadá. Jelikož je schránek mnohem více, je i větší pravděpodobnost, že se mezi nimi zachová některý vzácnější druh. Toto nejspíš způsobuje zvýšení počtu druhů v osmé vrstvě a jejich úpadek ve vrstvě sedmé, což se nejvýznamněji projeví na ekologických skupinách A1 a C7. Pokud se vrátíme k základním trendům v pozdním glaciálu a starém holocénu, zbývá poslední hlavní ekologická skupina. Indiferentní druhy jsou zde zastoupeny relativně vysokými abundancemi schránek, které se drží na přibližně stejné hladině.

Následně v obou profilech dochází k převratu v relativních abundancích schránek (viz. Obr. 7, 12). V profilu U Hamru – svah je to ve čtvrté vrstvě a v profilu Hučnice – štola to je v šesté vrstvě. Lesní druhy se stávají dominantní skupinou a skupina otevřených habitatů postupně mizí. Indiferentní druhy prakticky nejsou tímto zvratem dotčeny. Toto skokové navýšení lesních druhů *s.l.* o zhruba 30 %, může mít souvislost se zakolísáním klimatu té doby. Tzv. 8.2 ka event je mezinárodní stratigrafická hranice časného a středního holocénu definovaná epizodou ochlazení klimatu a následným oteplením (Alley and Agustsdottir, 2005; Thomas et al., 2007; Walker et al., 2012). Toto

je období, kdy v profilech na místech, kde se mohl rozvíjet les, můžeme pozorovat skokový nárůst abundancí lesních druhů (např. Alexandrowicz, 2013). V české paleomalakologii se pro tento jev začíná razit pojem „boom sylvicolů“ (Ložek and Juříčková, 2018).

Další vrstvy jsou charakteristické dominancí počtu exemplářů lesních druhů a téměř absolutním vymizení druhů otevřené krajiny. Abundance indiferentní skupiny druhů klesá shodně v obou profilech až na zhruba 12 %. Závěrečný vývoj lesa a bezlesí se v těchto dvou profilech liší. V profilu U Hamru – svah je na konci fosilního záznamu lesní skupina *s.l.* na vrcholu své dominance nad zbylými ekologickými skupinami. Na této lokalitě tedy dominuje les od období boreálu až dodnes. V profilu Hučnice – štola v nejmladší vrstvě sukcese abundance lesních druhů *s.l.* klesnou a druhy bezlesí naopak vzrostou. Tuto změnu lesa na bezlesí mohl odstartovat tzv. 4.2 ka event, což je signifikantní klimatická odchylka, která se v zeměpisných šířkách střední Evropy projevila aridizací. Na základě tohoto soudím, že se 2. vrstva profilu Hučnice – štola tvořila během subboreálu. S klesající vlhkostí les, který v klimatickém optimu opanoval většinu stanovišť, mizí na lokalitě Hučnice – štola a zachovává se pouze v okolí profilu Hamr – svah. Na lokalitě Hučnice – štola pravděpodobně panují podmínky, které umožňují rozvoj lesa jen při vysokých vlhkostech, jaké panovaly v klimatickém optimu holocénu. Pouze tři druhy otevřené krajiny, které se na lokalitě vyskytovaly již v časném holocénu, se vracejí v mladém holocénu (respektive nikdy na lokalitě zcela nevymizely). Dva zbylé druhy jsou zcela nové. Autor původního výzkumu V. Ložek předpokládal, že se na odlesnění v mladém holocénu podílelo i pravěké zemědělství a pastevectví (Ložek, 2000a). To je samozřejmě možné. Tuto teorii podporují četné archeologické nálezy z období doby bronzové v Českokrumlovském okrese (např. Chvojka and Havlice, 2009). Mezi těmito nálezy a paleolitickými nálezy z Dobrkovické jeskyně je hiát (Zavřel, 1996). Nepřítomnost neolitického zemědělství tak umožnila přirozený rozvoj lesa v klimatickém optimu, který lze pozorovat prostřednictvím měkkýších schránek. Tento rozvoj lesa je ve starosídelních oblastech potlačen (Juříčková et al., 2013b, 2014b).

4.3 Biostratigraficky a biogeograficky významné druhy

4.3.1 Rychlý nástup lesních druhů

Zajímavé na fosilním záznamu z těchto profilů bezpochyby je, že se zde již poměrně brzy vyskytují striktně lesní druhy. Dohromady byly v pozdním glaciálu nalezeny čtyři lesní druhy *s.s.* Jedním je *Discus ruderatus*, který se v pozdním glaciálu vyskytuje v jako jediný v obou profilech. Dále zde nalézáme *Causa holosericea*, *Isognomostoma isognomostomos* a jeden nejistý nález *Oxychilus depressus*. Nálezy *C. holosericea* v pozdním glaciálu jsou celkem překvapivé, neboť na území ČR a SR byla známa téměř pouze z mladého holocénu a velmi vzácně z epiatlantiku. V pozdním glaciálu a starém holocénu byl tento druh nalezen pouze v alpských profilech (Menšík, unpubl.; Horáčková et. al., unpubl.). Je

pozoruhodné, že druh *C. holosericea* v Blanském lese žil již od pozdního glaciálu až do nedávna (viz. Kap. 4.1.2.5). Pozdněglaciální nálezy druhů *I. isognomostomos* a *O. depressus* jsou v Čechách taktéž poměrně vzácné (Menšík, unpubl.; Horáčková et. al., unpubl.), i když oba zřejmě ve střední Evropě přežily glaciál. U druhů *O. depressus* a *I. isognomostomos* máme indicie o tom, že přežily glaciál v Karpatech (Ložek, 2006; Juříčková et al., 2014b), *O. depressus* navíc pravděpodobně přežil glaciál i v Sudetech (Juříčková et al., 2014c). Ve starém holocénu se objevuje již celá řada lesních druhů *s.l.* i *s.s.* Objevuje se například striktně lesní druh *Petasina unidentata*. Druh o němž jsme měli takto západně v preboreálu záznam jen z alpských profilů (Menšík, unpubl.; Horáčková et. al., unpubl.). Nález z profilu Hučnice – štola jasně ukazuje, že se tehdy tento druh vyskytoval i mnohem severněji. *Cochlodina laminata* je další striktně lesní druh, který se objevuje ve starém holocénu. *C. laminata* a *P. unidentata* jsou dva druhy, u nichž předpokládáme glaciální refugium v Karpatech.

4.3.2 *Discus ruderatus* jako nástroj biostratigrafie v západní a střední Evropě

Nepochybně mezi nejvýznamnější druhy, pokud jde o biostratigrafii, se řadí *Discus ruderatus* a *Discus rotundatus*. V Západní Evropě je vymizení druhu *D. ruderatus* a nahrazení druhem *D. rotundatus* poměrně přesným nástrojem biostratigrafie. Na britských ostrovech se *D. rotundatus* poprvé objevuje během 8990 ± 90 yr BP v Oxfordshire (Preece and Day, 1994). Jihovýchodně v Kentu se *D. ruderatus* objevuje poprvé během 8630 ± 120 yr BP (Preece and Bridgland, 1999). Oproti tomu v Irsku se objevuje poprvé o něco později v 8300 ± 90 yr BP (Preece et al., 1986). Celá další řada holocenních lokalit ukazuje tento jev (např. Meyrick and Preece, 2001). Někdy *D. ruderatus* vymizí ihned s prvním výskytem *D. rotundatus*, jindy ještě po krátkou dobu spolu koexistují, pak je ale *D. ruderatus* zastoupen v minimálních abundancích (např. Meyrick and Preece, 2001). Poslední výskyt druhu *D. ruderatus* v Británii se datuje 6986 ± 56 yr BP, dnes se tam již nevyskytuje (Kerney et al., 1983; Meyrick and Preece, 2001). V podmínkách ČR můžeme vidět něco zcela jiného. Na této lokalitě se *D. rotundatus* vyskytuje prakticky po celý záznam a je součástí moderní fauny. *D. rotundatus* se poprvé v Blanském lese objevuje poprvé někdy mezi 9560 ± 30 a 8772 ± 40 yr BP. Následně tyto dva druhy spolu koexistují. V profilu Hučnice – štola tyto dva druhy mají ve stejné vrstvě maximální abundance schránek, a to na začátku středního holocénu. V druhém profilu maximální abundance druhu *D. ruderatus* odpovídá 8772 ± 40 yr BP, ale maximální abundance *D. rotundatus* je posunuta do mladších vrstev. Tato odlišnost vrcholu abundance druhu *D. rotundatus* mezi profily je dána vymizením lesa na lokalitě Hučnice – štola v mladém holocénu, kde se tak tento druh nemohl vyvíjet způsobem, jakým se vyvíjel na druhé lokalitě.

4.3.3 Oscilace areálu alpských druhů

Velmi zajímavý druh, jehož fosilie nalézáme v obou profilech, je *Aegopis verticillus*. Tento alpský druh na území Blanského lesa expandoval, jak ukazuje záznam, již okolo 6270 ± 50 yr BP, což je rozhodně nejstarší výskyt tohoto druhu v Čechách. Co se týče moravských nálezů tohoto druhu, pouze jeden nález by mohl být staršího stáří. Jedná se o profil Loucký pramen, jehož výsledky nebyly doposud publikovány (Horáčková et. al., unpubl.). Další zajímavý alpský druh zachycený ve fosilním materiálu je *Chilostoma achates*. V. Ložek uváděl tento druh v předběžných přehledech druhů na obou lokalitách (Ložek, 2000a), což se potvrdilo pouze v profilu Hučnice – štola. Tento druh zde vymizel po 5080 ± 25 yr BP. Důvodem mohl být pokles vlhkosti po klimatickém optimu. Tento alpský druh vyžaduje vlhkost, ale je vedený v ekologické skupině generalistů (C7) (Ložek, 1964; Juříčková et al., 2014a). Pokud by pro tento druh byla vlhkost tak klíčová, možná by mělo být zváženo přeřazení tohoto druhu. Výše popsané oscilace alpských druhů *A. verticillus* a *Ch. achates* jsou součástí obecného trendu, který v holocénu zaznamenáváme. Jedná se o posun severní hranice areálu u druhů měkkýšů se současným převážně alpským rozšířením. V zásadě lze vypožorovat tři možné scénáře vývoje oscilace areálů alpských druhů ve vztahu k současnému stavu. První scénář reprezentuje druh *Ch. achates*, jehož severní hranice areálu byla v holocénu položena mnohem severněji. Poté, co však pominuly příhodné podmínky, jež severní expanzi umožnily, došlo k vymizení tohoto druhu na území České republiky. Podobný vývoj má alpský druh *Macrogastra densestriata* (Rossmässler, 1836), který ale nebyl zachycen fosilním záznamem na jihočeských lokalitách. Fosilní nálezy tohoto druhu jsou na území České republiky velmi vzácné. Nalezen byl pouze na čtyřech lokalitách ve vrstvách období mladého holocénu (Horáčková et. al., unpubl.). Chronologicky se tedy jedná o opak druhu *Ch. achates*, ale stejně jako on zde vymizel. Další scénář vývoje reprezentuje druh *A. verticillus*, který se na území České republiky rozšířil v klimatickém optimu. V současnosti zde má tento druh jak souvislý areál na jihu Čech a na Moravě, tak i izolované populace ve středním Povltaví a Posázaví. O alpském druhu *Macrogastra badia* (C. Pfeiffer, 1828) jsou fosilní doklady pouze z Alp (Frank, 2006; Girod and Wierer, 2012). Na území České republiky fosilní doklady tohoto druhu chybí, ale *M. badia* zde má souvislý areál na jihu Čech a severní izolované lokality (Kerney et al., 1983). Poslední scénář vývoje reprezentuje druh *Pagodulina pagodula* (Des Moulins, 1830), který byl fosilně nalezen v ČR a SR pouze na jediné lokalitě na jihu Moravy. V současnosti jsou v České a Slovenské republice známy jen dvě izolované populace.

Jakým způsobem ale docházelo k šíření těchto alpských druhů na sever? Jednalo se o plynulý posun hranice areálu, nebo o jednotlivé výsadky? Když sledujeme šíření těchto alpských druhů na území ČR, zdá se z jejich fosilních a současných nálezů, že v jižních Čechách a na jižní Moravě se nacházejí migrační brány pro tyto druhy. Fosilní obraz je sice zkreslen absencí fosilních profilů na Vysočině a na západě Čech, ale současné areály druhů *A. verticillus* a *M. badia* ukazují vazbu na tyto

migrační brány. Dále vezměme v potaz, že všechny druhy kromě *Ch. achates* jsou striktně lesní. Jak ukazují fosilní nálezy z Blanského lesa prezentované výše, během holocénu se zde nacházel zapojený les. Druhy, které by se šířily na sever plynule spojitým areálem přes jihočeskou migrační bránu, by velmi pravděpodobně osídlily i tento zapojený les. U druhů *A. verticillus* a *Ch. achates*, které mají spojitě fosilní nálezy, předpokládám postupné šíření. Naopak u odtržených a osamocených fosilních či recentních výskytů na severu, které zaznamenáváme u druhů *M. densestriata*, *M. badia* a *P. pagodula*, předpokládám šíření izolovanými výsadky. Tyto moje závěry jsou ve shodě s prací V. Ložka, který tyto druhy zařazuje mezi další náročné jižní elementy (dále např. *Cochlodina corcontica* (Brabenec, 1967), *Bulgarica nitidosa* (Uličný, 1893), aj.). U nich během klimatického optima holocénu docházelo k severnímu posunu areálu spíše předsunutými výsadky než celistvým areálem (Ložek, 1976). Velké alpské druhy se tedy nejspíše šířily postupně, kdežto malé až střední druhy se více šířily dálkovými výsadky. Je velikost měkkýše omezující pro dálkové výsadky? Dálkové šíření měkkýšů je poměrně komplexní disciplína, využívající řadu vektorů jako např. mrtvou vegetaci unášenou proudem vody (např. Čiliak et al., 2015), skrze obratlovce (např. Gittenberger et al., 2006; Simonová et al., 2016), větrem (např. Kirchner et al., 1997), atd. Některé vektory mohou upřednostňovat menší druhy. Například jak se ukázalo, malé až střední měkkýší druhy jsou schopné vzácně přežít průchod ptačím trávícím traktem. Takto může být měkkýš transportován na velké vzdálenosti (Wada et al., 2012; Simonová et al., 2016). Zatímco malé druhy projdou trávícím traktem často nedotčeny, větší druhy jsou většinou rozfragmentovány (Wada et al., 2012).

4.3.4 Zvýšená vlhkost v klimatickém optimu holocénu

V období kolem klimatického optima holocénu se ve fosilním záznamu v Blanském lese objevuje řada lesních druhů. Všechny tyto druhy patří do čeledi Clausilidae. Dva striktně lesní druhy *Ruthenica filograna* a *Cochlodina orthostoma* jsou zde přítomné zhruba od boreálu do subboreálu. V subboreálu v souvislosti patrně s odlesněním a poklesem vlhkosti zde lokálně vyhynuly. Tyto dva druhy se také vyhýbají sukcesím ovlivněným pravěkým zemědělstvím (Juříčková et al., 2013a, 2013b). *Clausilia cruciata* má zde osamocené nálezy v klimatickém optimu a v preboreálu. Tento druh se v pozdním glaciálu a holocénu nalézá na poměrně malém počtu lokalit (Horáčková et. al., unpubl.) a poté se stahuje do horských oblastí (Ložek, 1964; Horsák et al., 2013; Juříčková et al., 2014a). Dva další druhy *Clausilia pumila* a *Macrogastra ventricosa* jsou vázány na vlhké lesy, a tak svou přítomností v profilu indikují zvýšení vlhkosti. Zatímco *M. ventricosa* se vzácně vyskytuje v obou profilech již od starého holocénu prakticky až do současnosti a vrchol abundance má od boreálu do subboreálu, druh *C. pumila* má ojedinělé nálezy v subatlantiku (U Hamru – svah) a atlantiku (Hučnice – štola). Další druh *Alinda biblicata*, obyvatel světlých lesů, se zde objevuje až od atlantiku v profilu U Hamru – svah a od mladého holocénu v profilu Hučnice – štola. Toto je celkem pozdní nástup tohoto v současnosti velmi běžného

lesního druhu, v porovnání s jinými druhy světlého lesa.

Zajímavé je, že všechny vlhkomilné indiferentní druhy s výjimkou druhu *Carychium tridentatum* se ve fosilním záznamu nalézají pouze v pozdním glaciálu a hlavně ve starém holocénu. *C. tridentatum* nacházíme v obou profilech s menšími výpadky od starého holocénu. V pozdním glaciálu a starém holocénu zde vzácně nalézáme i druh *Succinella oblonga*, který se často vyskytuje ve vysychavých loužích glaciálních stepí (Ložek, 1964). V pozdním glaciálu profilu U Hamru – svah se objevuje staroholocenní prvek *Nesovitrea petronella* (viz. Kap. 4.1.2.1). Ve starém holocénu dále nacházíme vlhkomilné druhy *Columella edentula* a *Vertigo substriata*. Již ve starém holocénu hlavně na lokalitě U Hamru – svah panovaly poměrně vlhké podmínky.

4.3.5 Stepní bottleneck

Relativně nedávná studie (Pokorný et al., 2015) nejdéle osídlené teplé oblasti Čech sledovala vývoj stepního prostředí včetně malakofauny během klimatického optima. Předmětem výzkumu bylo zjistit, jak se v této starosídelní oblasti projevil *bottleneck efekt* na stepních družích v období maximálního rozvoje lesa v holocénu. Fosilní záznam měkkýšů poskytl řadu druhů typických pro bezlesí a téměř úplně v něm chyběly striktně lesní druhy. Závěry byly tedy takové, že během holocénu v této starosídelní oblasti nikdy nedošlo k úplnému rozvoji lesa. Vždy se zde vyskytovaly políčka bezlesí, kterýžto habitat nenechal člověk prostřednictvím neolitického zemědělství zaniknout (Pokorný et al., 2015). Fosilní materiál z Blanského lesa podává svědectví o vývoji stepní malakofauny v podstatně vlhčí a později osídlené oblasti. Jak již bylo výše poznamenáno v Českokrumlovském okrese je mezi paleolitem a dobou bronzovou hiát v dokladech přítomnosti člověka, proto se zde mohl les v klimatickém optimu přirozeně rozvinout. Během klimatického optima tak vidíme, jak se schránky stepních druhů téměř vytratí. V profilu U Hamru – svah v atlantiku nacházíme pouze 18 exemplářů pocházejících od pěti stepních druhů, což je kombinace velmi nízké abundance a relativně velké diverzity. V tomto období tedy zde bylo bezlesí velmi omezené, pravděpodobně na úzké horní hrany skal, na kterých zde stále přežívala relativně bohatá stepní fauna. V průběhu klimatického optima však les zatlačil step natolik, že v pozdějších vrstvách po stepních družích na této lokalitě není ani památka. V nejmladší vrstvě se step připomene dvěma exempláři druhu *Vallonia costata*, jinak je však step na této lokalitě vymýcena. Na druhé lokalitě Hučnice – štola představuje období atlantiku více vrstev, takže je možno pozorovat, jak se postupně snižuje diverzita stepních druhů. Na začátku atlantiku zaznamenáváme 25 exemplářů připadajících na celkem čtyři stepní druhy, což je obdobné atlantické vrstvě z profilu U Hamru – svah. V nejmladší vrstvě atlantiku se objevují již jen dva stepní druhy *Truncatellina cylindrica* a *Euomphalia strigella*. Po klimatickém optimu na této lokalitě dochází k odlesnění a rekolonizaci tohoto území stepními druhy. Druhy *T. cylindrica* a *E. strigella*, které zde přežily klimatické optimum, setrvávají a připojuje se k nim druh *Vertigo pygmaea*. Tento druh se již

objevoval na lokalitě ve starém holocénu. Zbylé dva druhy kolonizující tuto oblast v mladém holocénu jsou zcela nové ve fosilním záznamu. První z nich je *Vallonia pulchella*. Zajímavé je, že tento druh se objevuje pouze v tomto profilu a de facto nahrazuje druh *Vallonia costata*, který zde vymizí v klimatickém optimu. Tyto dva ekologicky a morfologicky podobné druhy se tak v holocenním záznamu Blanského lesa společně nevyskytují, což je jev poměrně typický v řadě holocenních sukcesí. Zatímco *V. costata* se obecně objevuje ve vysokých počtech zejména v první polovině holocénu, *V. pulchella* má své optimum v mladém holocénu (např. Ložek, 1964, 1982, 2000b). V současnosti se však často společně vyskytují (Ložek, 2000b; Horsák et al., 2013). Druhý nový druh objevující se zde pouze v mladém holocénu je *Xerolenta obvia*, moderní přistěhovalec z jihovýchodní Evropy. Doposud nejstarší nález tohoto druhu na území ČR pochází z profilu Břežany na severu Čech. Tam byl nalezen ve vrstvě o něco starší než 1910 ± 30 yr BP (Juříčková et al., 2013a). V profilu Hučnice – štola nacházíme nejstarší nálezy tohoto druhu ve vrstvě mladší než 5080 ± 25 yr BP. Nálezy sice nejsou přímo datovány, ale zdá se, že by tento nález z Blanského lesa mohl být v současnosti nejstarší doklad druhu *X. obvia* na území střední Evropy. Potvrzení této hypotézy pomůže vyřešit přímé datování tohoto druhu. S časným nástupem druhu *X. obvia* se pojí další nález jihoevropského prvku v druhém profilu, který zde byl též předpokládán mnohem později. Okolo 6270 ± 50 yr BP se v profilu U Hamru – svah objevuje *Oxychilus cellarius*. Tento indiferentní druh je ve střední Evropě považován za poměrně nedávného přistěhovalce (Ložek, 1964, 1982). Nemnoho nálezů tohoto druhu spadá do mladého holocénu (Horáčková et. al., unpubl.). Jak ale ukazuje tento fosilní záznam, *O. cellarius* se zde vyskytoval již ve středním holocénu.

Zajímavé je, že i když to byl profil Hučnice – štola, který se navrátil k prostředí s převažujícími otevřenými habitaty, profil U Hamru – svah měl v pozdním glaciálu a ve starém holocénu diverzifikovanější stepní malakofaunu. Hlavním důvodem převahy stepních druhů v jednom profilu je nerovnoměrné zastoupení významné stepní čeledi Pupillidae mezi profily. Zatímco v jednom profilu nacházíme řadu zástupců této čeledi, na druhém profilu nalézáme jediný druh v jediné vrstvě. V profilu U Hamru – svah se v pozdním glaciálu objevuje *Pupilla loesica*, *Pupilla sterri* a *Pupilla triplicata*. *P. loesica* se omezuje pouze na pozdní glaciál, což je logické, neb jde o významný glaciální prvek (např. Ložek, 1964). Bohužel se tento druh nezachoval v plně průkazné formě. *P. sterri* a *P. triplicata* vymizí ve starém holocénu, kde taktéž zaznamenáváme jejich největší rozmach. Oba dva jsou zde glaciálními prvky, které nemají v pozdější době kde přežívat. Ve starém holocénu se objevuje další druh této čeledi *Pupilla muscorum*, kterou zaznamenáváme ještě vzácně v klimatickém optimu. V profilu Hučnice se na začátku starého holocénu objevuje jakoby odnikud *P. triplicata* ve značné abundanci a jak náhle se objevila, tak náhle vymizí (viz. Kap. 4.1.2.1). Toto bude patrně výsadek³, který nemusel nutně překonávat nějaké velké vzdálenosti, protože se ve stejném období druh *P. triplicata* nedaleko

³ Více se dálkovými výsadky zabývám v kapitole 4.3.3 (Oscilace areálů alpských druhů)

vyskytoval na lokalitě U Hamru – svah. Všichni zástupci čeledi Pupillidae kromě druhu *P. muscorum* v Blanském lese lokálně vymřeli. Tento druh jako jediný žije na člověkem vytvořených náhradních habitatech a je v ČR mnohem hojnější (Horsák et al., 2013). *P. triplicata* se sice nevyskytuje v Blanském lese, ale jedna populace žije nedaleko fosilních profilů pod stěnou hradu Český Krumlov. Hrady jsou obecně ostrovy vysoké diverzity, na kterých řada druhů nachází vhodné stanoviště někdy i velmi vzdálené od jejich současných areálů. Tyto izolované výskyty na hradech jsou nepřímé doklady o dálkových výsadcích, jichž jsou měkkýši schopni (Juříčková and Kučera, 2005), podobně jako severní izolované populace alpských druhů (Ložek, 1976) nebo populace měkkýšů na ostrovech (Gittenberger et al., 2006).

Biostratigraficky významný druh *Chondrula tridens*, jehož optimum je ve starém holocénu (Ložek, 2000b), se ve fosilním záznamu Blanského lesa objevuje již v pozdním glaciálu a přetrvává až do atlantiku. Tento druh ve střední Evropě ovšem nenalézáme v lese (Horsák et al., 2010). Jeho přítomnost v časném atlantiku indikuje, že se na lokalitách ještě vyskytovala parkovitá krajina. Zajímavé ovšem je, že druh *Ch. tridens* byl v současnosti na jihu pohoří Ural nalezen dokonce v zapojeném lese ve vysokých abundancích (Horsák et al., 2010). Parkovitou krajinu na počátku atlantiku podporuje ovšem i nález suchomilného druhu *Caucasotachea vindobonensis* na přelomu atlantiku a boreálu (Juříčková et al., 2014a). Druhý suchomilný indiferent *Cochlicopa lubricella* je přítomný takřka v celém profilu, ale největší abundance má právě na začátku atlantiku a v starém holocénu.

4.4 Semikvantitativní metoda vs kvantitativní metoda

Semikvantitativní metoda zpracování fosilního materiálu v podstatě spočívá ve zběžném prohlédnutí odebraných materiálů a zaevidování nalezených druhů. V minulosti byla na území České a Slovenské republiky hojně využívána zejména V. Ložkem. Důvodem je zřejmě jediná zjevná výhoda semikvantitativní metody, kterou je časová nenáročnost. Tento způsob umožňuje zpracovat velké množství vzorků za zlomek času, který vyžaduje metoda kvantitativní (pers. com. L. Juříčková). Semikvantitativní zpracování vzorků ovšem prakticky vždy poskytuje neúplné spektrum druhů zachycených ve vzorku (viz. Kap. 4.4.1, 4.4.2) (pers. com. L. Juříčková, M. Horsák). Pravděpodobnost přehlédnutí některých druhů se logicky zvyšuje s objemem materiálu získaného z půdního odběru. U kvantitativní metody jsou prohlédnuty všechny fragmenty schránek, a proto pokud je některý druh přehlédnut, je to spíše nedostatečnou rozlišovací schopností determinátora. Další zjevnou nevýhodou semikvantitativní metody je, že nezohledňuje poměrné zastoupení druhů. To znamená, že některé druhy tvoří majoritu fragmentů a druhy jiné se v profilu vyskytují pouze ve stopovém množství. Kupříkladu kvantitativní metodou ve vrstvě páté profilu U Hamru – svah bylo nalezeno 15 druhů lesních *sensu lato* (ekologická skupina A) a 7 druhů otevřených stanovišť (ekologická skupina B). Lesní druhy

tedy diverzitou převyšují druhy otevřené krajiny. Ovšem pokud se podíváme na poměrné zastoupení, tak lesní druhy reprezentuje 258 schránek / započítaných fragmentů.⁴ Oproti tomu jsou druhy otevřené krajiny reprezentovány v záznamu 633 schránkami / započítanými fragmenty. Informace tohoto rázu semikvantitativní metoda nemůže zachycovat. Z předešlého příkladu je patrná hlavní výhoda kvantitativní metody, tj. ve chvíli, kdy máme výsledky převedeny na přesná čísla, je možné s těmito výsledky dále statisticky pracovat.

4.4.1 Nové druhy U Hamru – svah

Pokud se jedná o nové druhy pro celý profil U Hamru – svah, bylo nalezeno celkem 12 nových druhů. Šest z nich patří do čeledi Clausiliidae. Konkrétně to jsou cf. *Bulgarica cana*, *Clausilia cruciata*, *Cochlodina orthostoma*, *Ruthenica filograna*, *Alinda biplicata* a *Macrogastrea ventricosa*. Další dva nové druhy *Vertigo pygmaea* a *Columella edentula* jsou z čeledi Vertiginidae. Dále byl nově zjištěn druh *Semilimax kotulae* patřící do čeledi Vitrinidae. Velmi zajímavým nálezem je jediný charakteristický fragment obústí druhu *Helicodonta obvoluta* z čeledi Hygromiidae. Poslední dva nové hydrofilní druhy *Succinea putris* a *Carychium minimum* je potřeba brát s rezervou, jelikož se pravděpodobně jedná o kontaminaci (na základě recentního vzezření).

Kromě nálezů nových druhů přineslo toto nové zpracování i nepotvrzení 3 druhů v původním zpracování prezentovaných. Prvním z těchto nepotvrzených druhů je *Limax* cf. *cinereoniger* z čeledi Limacidae. V této práci byly veškeré nálezy nahých plžů sjednoceny do skupiny Limacidae / Agriolimacidae. Výjimkou je nález nového rodu *Tandonia* sp. pro tento profil. Tento rod z čeledi Milacidae lze odlišit na základě symetričnosti vápnité destičky. Určování druhů na základě vápnité destičky je v těchto čeledích pod rozlišovací schopnosti. V. Ložek často ve svých pracích odlišuje druh *Limax cinereoniger* s tím, že jde o nejistý nález (Ložek, 2000a; Žák et al., 2002; Ložek, 2012). Soudí tak podle toho, že se jedná o nejpravděpodobnějšího zástupce velkých slimáků na dané lokalitě. Zde jsem se ale o něco takového nepokoušel. Druhý nepotvrzený druh je *Urticicola umbrosus* z čeledi Hygromiidae, která se měla vyskytovat ve vrstvě 4. Třetí nepotvrzený druh je cf. *Chilostoma achates* z čeledi Helicidae ve vrstvách 7 a 8. K těmto dvěma druhům je potřeba dodat, že po těchto předpokládaných druzích se samozřejmě v oněch inkriminovaných vrstvách cíleně pátralo, přesto nebyly potvrzeny. To je zvláštní zejména u druhu *Urticicola umbrosus*, který nebyl prezentován jako nejistý nález, jako tomu bylo u zbylých dvou nepotvrzených.

⁴ Definice započitatelnosti fragmentů a jejich sčítání viz. Kap. 2

4.4.1.1 Nové druhy pro jednotlivé vrstvy

Kromě objevu nových druhů pro celý profil došlo samozřejmě i k objevu nových druhů pro jednotlivé vrstvy. V profilu U Hamru – svah bylo průměrně nalezeno o 8,5 druhu na vrstvu více oproti stavu z roku 2000 (Ložek, 2000a).⁵

Tab. 6: Počet nalezených druhů v profilu U Hamru – svah v roce 2000 a 2018

Vrstva	1	2	3	4	5	6	7	8
Počet druhů 2018	26	28	24	32	31	33	15	6
Počet druhů 2000	17	17	17	22	23	23	13	5
Rozdíl	9	11	17	10	8	10	2	1

4.4.2 Nové druhy Hučnice – štola

Pro celý profil Hučnice – štola bylo nalezeno 11 nových druhů, z toho dva nové druhy *Clausilia pumila* a *Macrogastra ventricosa* z čeledi Clausiliidae. Taktéž dva druhy *Vertigo pusilla* a *Vertigo alpestris* z čeledi Vertiginidae. Z čeledi Enidae byl nalezen nový druh *Chondrula tridens*. Dále byl nalezen druh *Vitrea crystalina* z čeledi Zonitidae, *Euobresia diaphana* z čeledi Vitrinidae, *Euomphalia strigella* z čeledi Hygromiidae, *Euconulus fulvus* z čeledi Euconulidae a *Succinella oblonga* z čeledi Succineidae. Nakonec výčtu nových druhů *Cepaea vindobonensis* z čeledi Helicidae.

Ani v tomto profilu nebyly potvrzeny druhy *Limax* cf. *cinereoniger* a *Urticicola umbrosus*. Druh *U. umbrosus* byl předpokládán ve vrstvě 2 (viz. Kap. 4.4.1).

4.4.2.1 Nové druhy pro jednotlivé vrstvy

Průměrně bylo v tomto profilu nalezeno o 10 druhů na vrstvu více oproti stavu z roku 2000 (Ložek, 2000a).⁶

Tab. 7: Počet nalezených druhů v profilu Hučnice – štola v roce 2000 a 2018

Vrstva	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Počet druhů 2018	23	26	29	32	34	28	15	23	10
Počet druhů 2000	13	20	18	17	18	17	12	9	5
Rozdíl	10	6	11	15	16	11	3	14	5

⁵ Jsou započítány i druhy, které v této práci nebyly potvrzeny.

⁶ Jsou započítány i druhy, které v této práci nebyly potvrzeny.

4.4.3 Přínos kvantitativního zpracování

Předpokládám, že už jen výše zmíněná data ukazují sama o sobě, o jak ohromnou část poznání přicházíme, když zpracováváme vzorky pouze semikvantitativně. V některých vrstvách bylo nalezeno více než dvojnásobně nových druhů, než tomu bylo v roce 2000 (viz. např. Tabulka 7, Vrstva 8). Jsou zde samozřejmě i vrstvy, kde nárůst nových druhů nebyl příliš velký. To však pouze potvrzuje mou úvodní premisu, že semikvantitativní metoda odhalí tím menší procento druhů, čím je vzorek větší (viz. Kap. 4.4). Příkladem mohou být 3 nejstarší vrstvy profilu Hučnice – štola. Zatímco vrstvy 7 a 9 poskytly poměrně materiálně chudé vzorky, vrstva 8 poskytla vzorek patřící velikostí na první příčky v tomto profilu (viz. Obr. 4). Vrstvy 7 a 9 tak neposkytly příliš nových druhů, jelikož na malých vzorcích je semikvantitativní metoda ještě poměrně efektivní. Oproti tomu vrstva 8 poskytla více nových druhů, než jich bylo prvně nalezeno, jelikož na takto velkých vzorcích je semikvantitativní metoda silně neefektivní (viz. Tab. 7). Ani v jedné vrstvě se však nestalo, že by počet druhů byl stejný v r. 2000 a v r. 2018, a to byly do počtu druhů z r. 2000 započítány i nepotvrzené druhy.

Zde bych se ještě mohl zmínit v této souvislosti o revizním profilu Dobrkovice III, který tato práce nezpracovává. Vzorky tohoto profilu jsem si zběžně prohlédl a musím říci, že byly opravdu velmi malé. Proto se domnívám, že nových druhů zde v budoucím kvantitativním zpracování nebude mnoho.

5 Závěr

Nové zpracování těchto dvou profilů přineslo řadu nových informací. Na jedné straně to byly poznatky očekávané, jako například rozšíření výčtu nalezených druhů na této lokalitě, což samozřejmě bylo předpokládáno. Na straně druhé to byly překvapivé nálezy druhů, co se týče prostoru a času. Druhy jako *Helicodonta obvoluta* a *Caucasotachea vindobonensis* zde nebyly očekávány, ale zřejmě zde měly ostrůvky výskytu. Jiné druhy byly nalezeny ve vrstvách starších, než byl jejich nástup očekáván, např. *Xerolenta obvia*, *Oxychilus cellarius*, *Causa holosericea*, *Petasina unidentata*, aj. Tyto nálezy mění pohled na mladovartérní vývoj těchto druhů. Samozřejmě u všech těchto nálezů hrozí že se jedná například o kontaminaci, což lze potvrdit či vyvrátit pouze radiokarbonovým datováním přímo dotyčného nálezu.

Fosilní záznam měkkýšů nepřímo doložil na této lokalitě vývoj prostředí od kombinace vlhkých a suchých stepí v pozdním glaciálu a starém holocénu. Oboje, vlhké i velmi suché stepi, byly přítomné zejména na pravém svahu Polečnice, na svahu levého břehu Hučnice byly zejména suché stepi. Krajina ovšem nebyla zcela bezlesá, na vhodných místech se tvořily formace stromů, které již poskytovaly útočiště druhům zapojeného lesa. V boreálu se již les rozšířil natolik, že určoval hlavní krajinný ráz. Na konci starého holocénu a začátku atlantiku však stále v matrici lesa existovala políčka otevřené krajiny, což vytvářelo parkovitý charakter. V průběhu atlantiku zatlačuje rozšiřující se les stepní druhy na extrémní stanoviště, která les nedokáže osídlit (např. hrany skal). Díky nepřítomnosti člověka, jež by v klimatickém optimu holocénu zasáhl do přirozeného vývoje lesa, tak došlo na obou svazích k ukázkové dominanci lesa. V mladém holocénu se doposud společný vývoj na lokalitách rozchází. Zatímco na svahu břehu Polečnice les vytrvává až do dnes, i když zde zaznamenáváme pokles druhů zapojeného lesa nahrazených druhy světlého lesa, na druhém svahu došlo k vymýcení většiny lesa a návratu k bezlesí. Na tomto se jistě velmi podílelo sušší klima mladého holocénu. Svah u Hučnice byl pravděpodobně suchým prostředím již v pozdním glaciálu a po poklesu vlhkosti se zřejmě tento habitat vrátil do původního stavu. Svah Polečnice naopak byl již ve starém holocénu poměrně vlhký. Je však nejisté, do jaké míry za odlesnění na svahu Hučnice může pokles klimatu a do jaké míry člověk, který se zde od doby bronzové vyskytuje (např. Chvojka and Havlice, 2009).

Tato práce přispěla k upřesnění mladokvartérního vývoje na jihu Čech, potažmo ve střední Evropě, neboť zde na jihu Čech je migrační brána, skrze kterou probíhala postglaciální kolonizace střední Evropy z jihu.

6 Seznam použité literatury

- Alexandrowicz, W.P. (2013). Malacological sequence from profile of calcareous tufa in Groń (Podhale Basin, southern Poland) as an indicator of the Late Glacial/Holocene boundary. *Quat. Int.* 293, 196–206.
- Alexandrowicz, W.P. (2014). Molluscan assemblages in Late Holocene tufa cones in the Pieniny Mountains (southern Poland). *Geol. Q.* 58, 269–280.
- Alley, R., and Agustsdottir, A. (2005). The 8k event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quat. Sci. Rev.* 24, 1123–1149.
- Bertran, P., Fabre, L., Franc, O., Limondin-Lozouet, N., and Thiébault, S. (1998). Évolution d'un versant au cours de l'Holocène à Vaise (France). *Géographie Phys. Quat.* 52, 69.
- Chvojka, O., and Havlice, J. (2009). Měděná žebra starší doby bronzové v jižních Čechách. Nové depoty z Přídolí, Purkarce a Chvalšín. *Památky Archeol.* 49–90.
- Čiliak, M., Čejka, T., and Šteffek, J. (2015). Molluscan Diversity in Stream Driftwood: Relation to Land Use and River Section. *Pol. J. Ecol.* 63, 124–134.
- Dubský, B. (1949). *Pravěk Jižních Čech (Blatná: Bratři Římsové)*.
- Fejfar, O. (1961). Výzkum fosilních obratlovců na území ČSSR v roce 1961. *Zprávy O Geol. Výzk.* 248–250.
- Frank, C. (2006). *Plio-pleistozäne und holozäne Mollusken Österreichs* (Wien: Verl. der Österr. Akad. der Wiss).
- Franz, L. (1936). Die älteste Kultur der Tschechoslowakei. *Mitteilungen Deutschen Ges. Wiss. Künste Für Tschechoslow. Repub.* Prag 1–46.
- Girod, A., and Wierer, U. (2012). Environmental aspects of the Dos de la Forca/Galgenbühel site (Salorno, South Tyrol) in the Early Holocene on the basis of malacological data. *Atti 6 Convegno Naz. Archeozoologia* 97–104.
- Gittenberger, E., Groenenberg, D.S.J., Kokshoorn, B., and Preece, R.C. (2006). Molecular trails from hitch-hiking snails: Biogeography. *Nature* 439, 409–409.
- Granai, S., and Limondin-Lozouet, N. (2014). Contribution of two malacological successions from the Seine floodplain (France) in the reconstruction of the Holocene palaeoenvironmental history of northwest and central Europe: vegetation cover and human impact. *J. Archaeol. Sci.* 52, 468–482.
- Horáčková, J., Ložek, V., and Juříčková, L. (2015). List of malacologically treated Holocene sites with brief review of palaeomalacological research in the Czech and Slovak Republics. *Quat. Int.* 357, 207–211.

Horsák, M., Chytrý, M., Danihelka, J., Kočí, M., Kubešová, S., Lososová, Z., Otýpková, Z., and Tichý, L. (2010). Snail faunas in the Southern Ural forests and their relations to vegetation: an analogue of the Early Holocene assemblages of Central Europe? *J. Molluscan Stud.* 76, 1–10.

Horsák, M., Juříčková, L., and Picka, J. (2013). Měkkýši České a Slovenské republiky.

Jäger, K.-D. (1969). Climatic Character and Oscillations of the Subboreal Period in the Dry Regions of Central European Highlands. In *Quaternary Geology and Climate. The Proceeding of the VII Congress of the International Association for Quaternary Research.*, (Washington D.C.: National Academy of Sciences), p.

Juříčková, L., and Kučera, T. (2005). Ruins of medieval castles as refuges of interesting land snails in the landscape. In *Contributions to Soil Zoology in Central Europe I: Proceedings of the 7th Central European Workshop on Soil Zoology : Held in České Budějovice, Czech Republic, April 14-16, 2003, Central European Workshop on Soil Zoology*, K. Tajovský, J. Schlaghamerský, and V. Pižl, eds. (České Budějovice: Institute of Soil Biology, Academy of Sciences of the Czech Republic), pp. 41–46.

Juříčková, L., Horáčková, J., Ložek, V., and Horsák, M. (2013a). Impoverishment of recent floodplain forest mollusc fauna in the lower Ohře River (Czech Republic) as a result of prehistoric human impact: Prehistoric human impact on floodplain forest mollusc fauna, Ohře River, Czech Republic. *Boreas* 932–946.

Juříčková, L., Horáčková, J., Jansová, A., and Ložek, V. (2013b). Mollusc succession of a prehistoric settlement area during the Holocene: A case study of the České středohoří Mountains (Czech Republic). *The Holocene* 23, 1811–1823.

Juříčková, L., Horsák, M., Horáčková, J., Abraham, V., and Ložek, V. (2014a). Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: main changes along environmental, spatial and temporal gradients. *Quat. Sci. Rev.* 93, 155–166.

Juříčková, L., Horáčková, J., and Ložek, V. (2014b). Direct evidence of central European forest refugia during the last glacial period based on mollusc fossils. *Quat. Res.* 82, 222–228.

Juříčková, L., Ložek, V., Horáčková, J., Tlachač, P., and Horáček, I. (2014c). Holocene succession and biogeographical importance of mollusc fauna in the Western Sudetes (Czech Republic). *Quat. Int.* 353, 210–224.

Kerney, M.P., Preece, R.C., and Turner, C. (1980). Molluscan and plant biostratigraphy of some late devensian and flandrian deposits in kent.

Kerney, M.P., Cameron, R.A.D., and Jungbluth, J.H. (1983). Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas.

Kirchner, C., Krätzner, R., and Welter-Schultes, F.W. (1997). FLYING SNAILS—HOW FAR CAN TRUNCATELLINA (PULMONATA: VERTIGINIDAE) BE BLOWN OVER THE SEA? *J. Molluscan Stud.* 63, 479–487.

Kovanda, J. (1987). Ke stratigrafii dvou významných kvartérních profilů od Dobrkovic u Českého Krumlova. *Časopis Promineralogii Geol.* 32, 149–159.

Liebus, A. (1936). Die fossilen Wirbeltierreste der paläolithischen Station in Krummau. *Mitteilungen Deutschen Ges. Wiss. Künste Für Tschechoslow. Repub. Prag* 47–105.

- Limondin, N., and Rousseau, D.-D. (1991). Holocene climate as reflected by a malacological sequence at Verrières, France. *Boreas* 20, 207–229.
- Limondin-Lozouet, N., and Preece, R.C. (2014). Quaternary perspectives on the diversity of land snail assemblages from northwestern Europe. *J. Molluscan Stud.* 80, 224–237.
- Ložek, V. (1964). Quatarmollusken in der Tschechoslowakei (Praha: Československá akademie věd).
- Ložek, V. (1976). Klimaabhängige Zyklen der Sedimentation und Bodenbildung während des Quartärs im Lichte malakozoologischer Untersuchungen (Ein Beitrag zum Internationalen geologischen Korrelationsprogramm "Quaternary Glaciations of the Northern Hemisphere). *Rozpr. Českoslov. Akad. Věd Řada Mat. Přír. Věd* 86, 1–97.
- Ložek, V. (1982). Faunengeschichtliche Grundlinien zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklung der Molluskenbestände in Mitteleuropa. *Rozpr. Českoslov. Akad. Věd Řada Mat. Přír. Věd* 92, 1–106.
- Ložek, V. (1995). Výzkum holocenních sedimentů v korelaci s vývojem klimatu. *Zprávy O Geol. Výzk. V Roce 1994* 74–75.
- Ložek, V. (1996). Výzkum kvartérní malakofauny v horských oblastech Čech. *Zprávy O Geol. Výzk. V Roce 1995* 122–123.
- Ložek, V. (2000a). Kvartérní měkkýši z krumlovských vápenců. *Speleo* 32, 39–49.
- Ložek, V. (2000b). Paleoecology of Quaternary Mollusca. *Sborník Geol. Věd Antropozoikum* 24, 35–59.
- Ložek, V. (2006). Last Glacial paleoenvironments of the West Carpathians in the light of fossil malacofauna. *J. Geol. Sci.* 26, 73–84.
- Ložek, V. (2012). Molluscan and Vertebrate Successions from the Vel'ká Drienčanská Cave. *Malacol. Bohemoslov.* 11, 39–44.
- Ložek, V., and Juříčková, L. (2018). Měkkýši a divočina I. Měkkýši jako nástroj ke zkoumání divočiny / Molluscs and Wilderness I. Molluscs as a Tool for Wilderness Research. *Živa* 2018, 29–31.
- Mangerud, J., Andersen, S.T., Berglund, B.E., and Donner, J.J. (1974). Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas* 3, 109–128.
- Mania, D. (1973). Paläoökologie, Faunenentwicklung und Stratigraphie des Eiszeitalters im mittleren Elbe - Saalegebiet auf Grund von Molluskengesellschaften. *Akad.-Verl.* 78/79.
- Mania, D., and Stechemmeyer, H. (1969). Eine weichselspätglaziale Molluskensukzession aus dem mitteleuropäischen Periglazialgebiet südlich der Elbe und ihre Bedeutung für die Landschaftsgeschichte. *Petermanns Geogr. Mitteilungen* 113, 1–15.
- Meng, S., and Hoffmann, M.H. (2009). *Pupilla loessica* LOŽEK 1954 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae) – “A Living Fossil” in Central Asia? 55–69.
- Menšík, J. (2016). Holocenní sukcese lesní měkkýší fauny Evropy, Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze.

- Meyrick, R.A. (2000). Holocene molluscan faunal history and environmental change from a tufa at Direndall, Luxembourg. *Bull Soc Préhist Luxemb.* 22, 55–75.
- Meyrick, R.A. (2003). Holocene molluscan faunal history and environmental change at Kloster Mühle, Rheinland-Pfalz, western Germany: HOLOCENE MOLLUSC SEQUENCE FROM WESTERN GERMANY. *J. Quat. Sci.* 18, 121–132.
- Meyrick, R.A., and Preece, R.C. (2001). Molluscan successions from two Holocene tufas near Northampton, English Midlands. *J. Biogeogr.* 28, 77–93.
- Pokorný, R., and Vrabec, J. (2011). Malakozoologický výzkum sedimentů ve vybraných pseudokrasových jeskyních Ústeckého kraje. *Stud. OECOLOGICA* 5, 41–43.
- Pokorný, P., Chytrý, M., Juříčková, L., Sádlo, J., Novák, J., and Ložek, V. (2015). Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic? *The Holocene* 25, 716–726.
- Preece, R.C., and Bridgland, D.R. (1999). Holywell Coombe, Folkestone: a 13,000 year history of an English chalkland valley. *Quat. Sci. Rev.* 18, 1075–1125.
- Preece, R.C., and Day, S.P. (1994). Special Paper: Comparison of Post-Glacial Molluscan and Vegetational Successions from a Radiocarbon-Dated Tufa Sequence in Oxfordshire. *J. Biogeogr.* 21, 463.
- Preece, R.C., Coxon, P., and Robinson, J.E. (1986). New Biostratigraphic Evidence of the Post-Glacial Colonization of Ireland and for Mesolithic Forest Disturbance. *J. Biogeogr.* 13, 487.
- Prošek, F. (1946). Absolutní datování paleolitických kultur. *Obz. Prehist.* 13, 87.
- Říhová, D., Janovský, Z., Horsák, M., and Juříčková, L. (2018). Shell decomposition rates in relation to shell size and habitat conditions in contrasting types of Central European forests. *J. Molluscan Stud.* 84, 54–61.
- Rousseau, D.-D., Limondin, N., and Puissegur, J.-J. (1993). Holocene Environmental Signals from Mollusk Assemblages in Burgundy (France). *Quat. Res.* 40, 237–253.
- Simonová, J., Simon, O.P., Kapic, Š., Nehasil, L., and Horsák, M. (2016). Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms. *J. Molluscan Stud.* 82, 422–426.
- Thomas, E.R., Wolff, E.W., Mulvaney, R., Steffensen, J.P., Johnsen, S.J., Arrowsmith, C., White, J.W.C., Vaughn, B., and Popp, T. (2007). The 8.2ka event from Greenland ice cores. *Quat. Sci. Rev.* 26, 70–81.
- Uličný, J. (1892). Měkkýši čeští.
- Wada, S., Kawakami, K., and Chiba, S. (2012). Snails can survive passage through a bird's digestive system: Snail survival through a bird's digestive system. *J. Biogeogr.* 39, 69–73.
- Walker, M.J.C., Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, L.C., Fisher, D.A., Long, A.J., Lowe, J.J., Newnham, R.M., Rasmussen, S.O., and Weiss, H. (2012). Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *J. Quat. Sci.* 27, 649–659.

Welter-Schultes, F.W. (2012). European non-marine molluscs, a guide for species identification =: Bestimmungsbuch für europäische Land- und Süßwassermollusken (Göttingen: Planet Poster Editions).

Woldřich, J.N. (1881). Diluviální fauna u Sudslavic pod Vimperkem v Šumavě. Zprávy O Zasedání Král. Čes. Spol. Nauk 1880, 191–202.

Woldřich, J.N. (1882). Druhá zpráva o fauně diluviální u Sudslavic pod Vimperkem v Šumavě. Zprávy O Zasedání Král. Čes. Spol. Nauk 1881, 260–268.

Woldřich, J.N. (1884). Třetí zpráva o fauně diluviální u Sudslavic pod Vimperkem v Šumavě. Zprávy O Zasedání Král. Čes. Spol. Nauk 1883, 288–302.

Žák, K., Ložek, V., Kadlec, J., Hladíková, J., and Cílek, V. (2002). Climate-induced changes in Holocene calcareous tufa formations, Bohemian Karst, Czech Republic. Quat. Int. 91, 137–152.

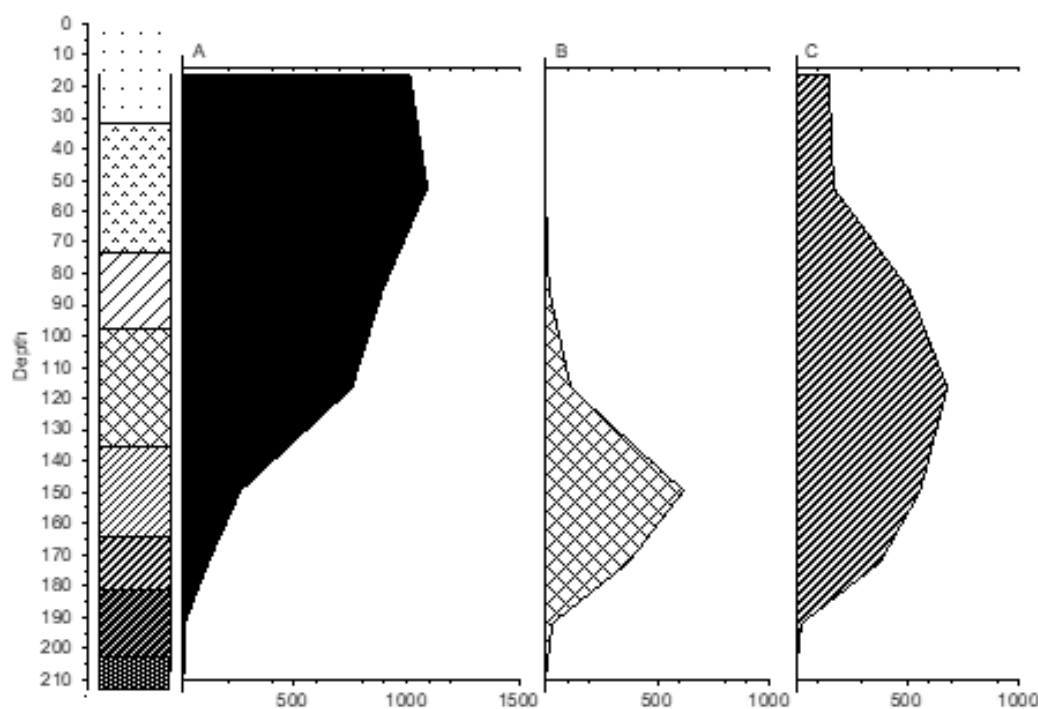
Zavřel, P. (1996). Pravěk Jižních Čech. Průvodce expozicemi jihočeských muzeí.

Želízko, J.V. (1923). Diluviální fauna od Volyně. Sborník Státního Geol. Úst. Českoslov. Repub. 1921–1922, 237–272.

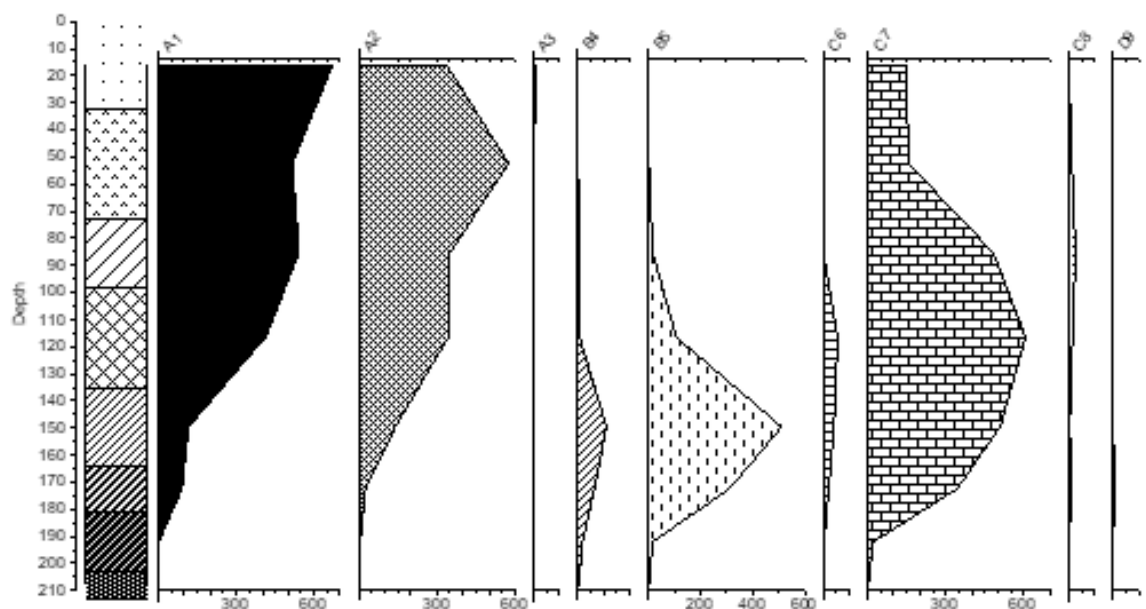
Želízko, J.V. (1924). Diuviální fauna od Volyně. Sborník Státního Geol. Úst. Českoslov. Repub. 1924, 101–115.

* Zeuner, F.E. (1938). Die chronologie des pleistozäns (Bělehrad: Académie Royale Serbe).

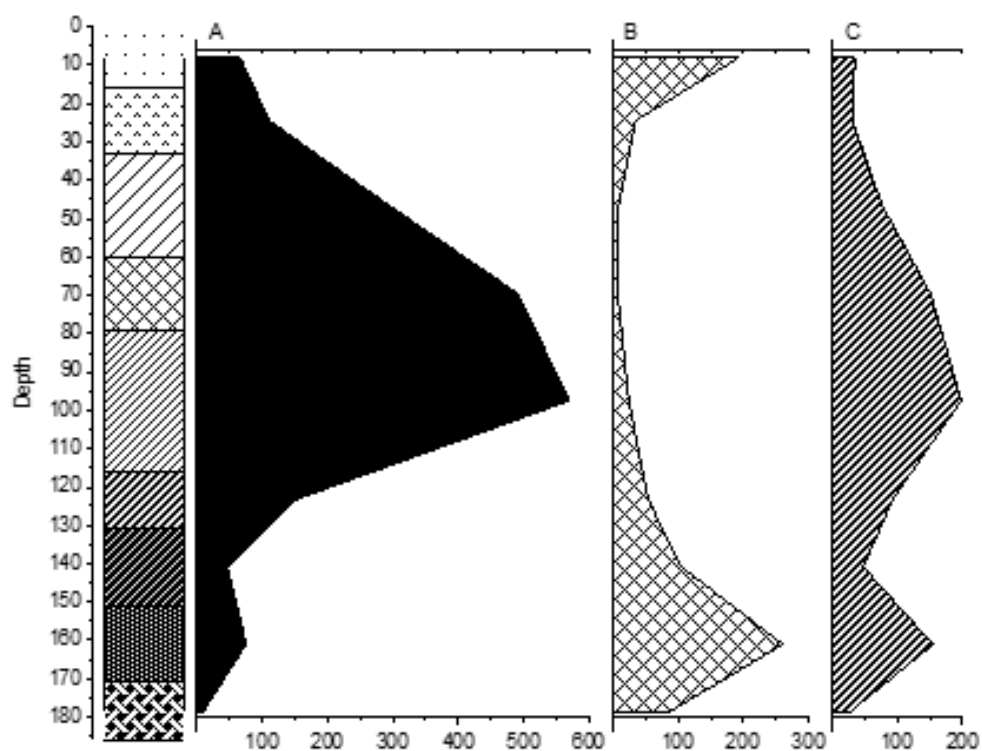
7 Přílohy



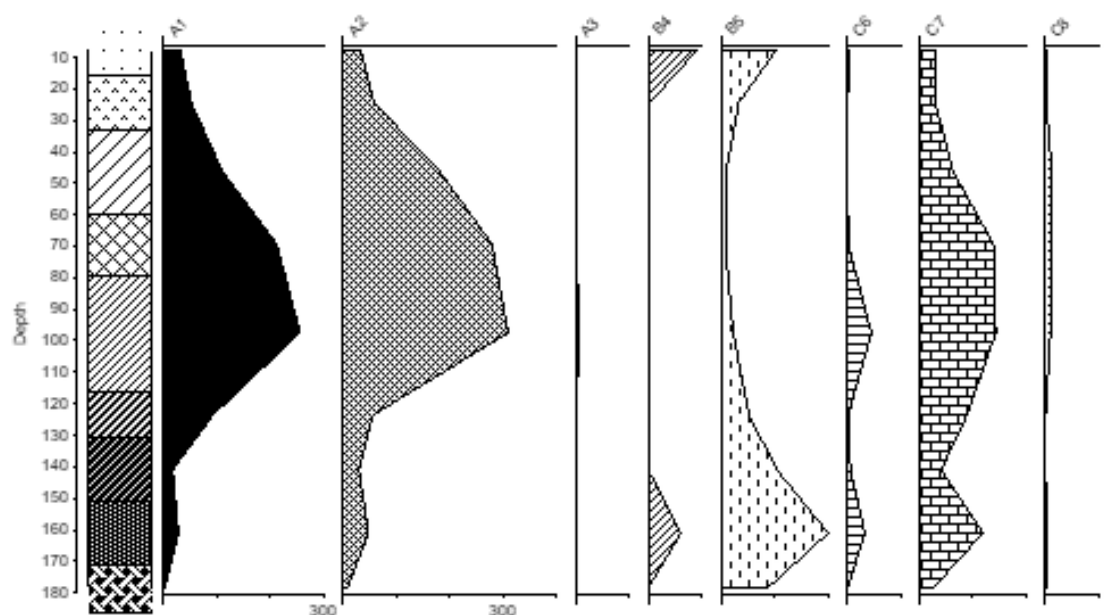
Příloha 1: Graf počtu exemplářů třech hlavních ekologických skupin napříč profilem Hamr – svah; ekologická skupina vlhkofilních druhů zde není reprezentována, jelikož se jedná o velmi malý počet nalezených individuí; ekologické skupiny viz. Tab. 2



Příloha 2: Graf počtu exemplářů všech ekologických skupin napříč profilem Hamr – svah; ekologické skupiny viz. Tab. 2



Příloha 3: Graf počtu exemplářů třech hlavních ekologických skupin napříč profilem Hučnice – štola; ekologické skupiny viz. Tab. 2



Příloha 4: Graf počtu exemplářů všech ekologických skupin napříč profilem Hučnice – štola; ekologické skupiny viz. Tab. 2